

## CHLOROPHYLL CONCENTRATIONS IN PLASTIDS OF DIFFERENT GROUPS OF PLANTS

BY

J. B. THOMAS AND K. MINNAERT

(*Biophysical Research Group, Physical Institute of the State University,  
6 Bijlhouwerstraat, Utrecht, Netherlands*)

AND

P. F. ELBERS

(*Electron Microscopical Centre, Zoological Institute of the State University,  
3 Janskerhof, Utrecht, Netherlands*)

(received September 18th, 1956)

### INTRODUCTION

In various groups of plants, the photosynthetic apparatus is differently built. The following structures are known to occur: grana-bearing or granulated chloroplasts, grana-free or lamellated chloroplasts, and free grana. For details, the reader may be referred to various extensive reviews of *e.g.* E. WEIER (1938), RABINOWITCH (1945), GRANICK (1949), STRUGGER (1951), T. E. WEIER and STOCKING (1952), FREY-WYSSLING (1953), STRAUS (1953), THOMAS (1955). The three types of plastids have one feature in common: the chlorophyll-bearing parts are lamellae.

In lamellated chloroplasts and in free grana these chlorophyll-bearing lamellae extend throughout the organelle. Fluorescence microscopy (P. METZNER (1937), STRUGGER (1950), DÜVEL and MEVIUS Jr (1952), FREY-WYSSLING and STEIMANN (1953)) as well as evidence obtained with the MOLISCH reaction (H. METZNER (1952)) render it highly probable that in granulated chloroplasts the chlorophyll is restricted to the grana. By the aid of the latter technique it is possible to show that the pigment is most probably attached to the lamellae of the grana (THOMAS, POST and VERTREGT (1954)). HODGE, McLEAN and MERCER (1955) presented a scheme of the *Zea Mais* chloroplast in which they put the chlorophyll in the intra- as well as in intergranular lamellae. However, on account of the evidence mentioned above, the calculations in this study have been based on the view that, in granular chloroplasts, the chlorophyll is entirely concentrated at the intragranular lamellae. From a study of dichroism, of anomalous dispersion of birefringence, and of fluorescence polarisation GOEDHEER (to be published) concludes that this pigment occurs in a monolayer at the lamellar surface, and that its molecules are, though imperfectly, oriented. He calculates that in *Mougeotia* chloroplasts the lamellar area available per chlorophyll molecule is of the

order of  $250 \text{ \AA}^2$ . WOLKEN and SCHWERTZ (1953) found nearly the same value for *Euglena* and *Poteriochromonas* chloroplasts.

In various kinds of plastids the presence of a highly efficient energy transfer between chlorophyll molecules was found, cf DUYSENS (1952). As the plastid structure of these species may be widely different, this means that in all these different kinds of plastids, the chlorophyll concentration must, at least locally, be sufficiently high to enable such an energy transfer. For this reason it seems worthwhile, in both structural and functional respect, to examine chlorophyll concentrations in relation to lamellar area in a number of differing plastids. The results of such a study are presented here.

## METHODS

The experiments were made with freshly collected material.

*Counting of plastids.* Leaves of the land plants *Spinacia oleracea*, *Hibiscus rosa-sinensis*, and *Tulipa* were squeezed in a tissue press, fig. 1, devised by A. N. van Straten. The juice was filtered over cotton wool.

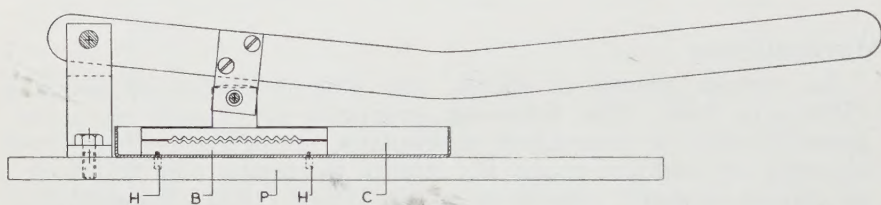


Fig. 1. Tissue press designed by A. N. VAN STRATEN. The lower press block (B) is fixed to the juice receptor (C). C is held in position by means of pins fitting in holes (H) in the basal plate (P). In this way the receptor can easily be removed.

The chloroplast concentration was determined by means of a counting chamber in samples that were put under the microscope. Because of the toughness of the leaves, in *Aspidistra elatior* the number of chloroplasts per cell, the number of cells per layer, and the number of cell layers was determined by means of the ordinary microscope;  $1 \text{ cm}^3$  of the leaf was cut out and used for chlorophyll estimation.

The chloroplasts of the aquatic plant *Elodea densa* are easily ruptured. Since the leaves consist of two cell layers it was possible to count the chloroplasts *in situ* as well. The mean area of both cells and leaves was measured, and the number of cells per leaf calculated. For chlorophyll estimation 200 leaves were used.

The green algae *Mougeotia* and *Spirogyra* contain a single chloroplast per cell. The cell volume was measured under the microscope. The sample to be analysed was dried with filter paper, and its volume was determined pycnometrically. In this way the number of chloroplasts in such a sample can be found.

In suspensions of the remaining objects the cell concentration, cf Table I, was estimated in samples by means of the counting chamber. The number of plastids was determined with the electron microscope.

*Estimation of plastid volume and lamellar area.* This was carried out by means of electron micrographs of both shadow-casted suspension preparations and sections (ELBERS, MINNAERT and THOMAS (to be published)). Necessarily the following assumptions and simplifications had to be made. First, it was assumed that the preparation technique caused no deformation. This may be nearly true of the sectioning procedure, but in the dried suspensions certainly some deformation will occur.

With cross-sections it is often difficult to state whether a pile of lamellae represents a whole granum or only part of a granum. Since this is of no interest in the present study, each more or less separate pile was regarded as a granum. For this reason the number of grana given in our table is presumably too high. However, as in this way the number of lamellae per granum will be reduced in the same measure, automatically a compensation is obtained.

In *Synechococcus* a single cup-shaped chloroplast of the lamellate type occurs. In the calculation its shape was considered to be a hollow cylinder closed at one end by a flat "bottom".

The mean number of windings of the *Spirogyra* chloroplasts studied here was 8. In ordinary micro-photographs the width of these chloroplasts was estimated at  $1/30$  of the length of a single winding. The pyrenoids were considered to occupy  $\frac{1}{2}$  of the chloroplast area.

For *Mougeotia* this value was estimated at  $\frac{3}{4}$ .

We are aware of the fact that these values are only rough approximations. They are all the more uncertain as it is not known whether the lamellae in the direct vicinity of the pyrenoids participate in the photosynthetic process or not, and if so, to what extent they do this, cf. STEINMANN (1952) and LEYON (1954).

The shape of *Rhodospirillum rubrum* made an estimation of the number of free grana rather difficult. The calculations were based on the assumption that the average bacterium is shaped as a spiral with one winding and with a constant diameter.

The suspensions for electron microscopical examination were prepared as described earlier (THOMAS, BUSTRAAN and PARIS (1952)). The sectioning technique developed by the third author, will be published in the near future (ELBERS, MINNAERT and THOMAS).

The quantitative estimation of chlorophyll was carried out according to ARNON (1949), that of bacteriochlorophyll after VAN NIEL and ARNOLD (1938-1939).

## RESULTS

The results are summarised in Table I. As pointed out above, some assumptions and simplifications with regard to shape and structure of the plastids had to be made in order to make calculation possible. Therefore, the values of columns *k*, *l*, and *m* indicate merely the order of magnitude.

The area of lamellae from grana was determined in electron-micrographs of both dried suspensions and sections. The figures of

TABLE I  
Chlorophyll density at lamellar surfaces in plastids from different origin

| a                                   | b                          | c   | d                       | e  | f                | g                               | g'   | h  | i                                   | j  | k   | l   | m   |
|-------------------------------------|----------------------------|---|-------------------------|--|------------------|---------------------------------|--|--|-------------------------------------|--|---|---|---|
| Object                              | Type of plastid            | chlorophyll content of a single plastid in gr. $10^{-12}$ | Plastid area in $\mu^2$ | Distance between centres of grana in a single layer in $\mu$ | Number of layers | Number of grana per chloroplast | Number of free grana, or of grana-free chloroplasts per cell | Number of lamellae per granum, or grana-free chloroplast | Area of a single lamella in $\mu^2$ | Chlorophyll per $\mu^2$ lamellar double layer area in gr. $10^{-16}$<br>$\frac{g(g')}{c} \cdot \frac{hi}{c}$ | Chlorophyll per $\mu^2$ lamellar monolayer area in gr. $10^{-16}$ | Number of chlorophyll molecules per $\mu^2$ lamellar monolayer $\cdot 10^5$ | Mean area of lamellar monolayer available per chlorophyll molecule $\cdot 10^2$ |
| LAND PLANTS                         |                            |   |                         |  |                  |                                 |  |  |                                     |  |   |   |   |
| <i>Spinacia oleracea</i> . . .      | grana-bearing chloroplasts | 1.9   | 56                      | 0.55   | 6                | 1120                            | —  | 9  | 0.20                                | 9.4  | 4.7   | 3.1   | 3.2   |
| <i>Hibiscus rosa sinensis</i> . . . |                            | 1.(appr.)   | 54                      | 0.58   | 5                | 800                             | —  | 15   | 0.10                                | 8.3  | 4.2   | 2.7   | 3.6   |
| <i>Aspidistra elatior</i> . . .     |                            | 14.0  | 180                     | 1.41   | 3                | 453                             | —  | 26   | 0.36                                | 33.0   | 16.0  | 11.0  | 0.9   |
| <i>Tulipa</i> spec. . . . .         |                            | 0.07  | 8.5                     | 0.61   | 5                | 115                             | —  | 6  | 0.06                                | 16.0   | 8.0   | 5.4   | 1.8   |
| AQUATIC PLANTS                      |                            |   |                         |  |                  |                                 |  |  |                                     |  |   |   |   |
| <i>Elodea densa</i> . . . . .       | grana-bearing chloroplasts | 2.0   | 71                      | 0.50   | 4.5              | 1318                            | —  | 15   | 0.10                                | 11.0   | 6.0   | 4.0   | 2.5   |
| GREEN ALGAE                         |                            |   |                         |  |                  |                                 |  |  |                                     |  |   |   |   |
| <i>Mougeotia</i> spec. . . . .      | grana-free chloroplasts    | 67.0  | 4420                    | —  | —                | —                               | 1  | 170**  | 1105.0                              | —  | 3.9   | 2.6   | 3.8   |
| <i>Spirogyra</i> spec. . . . .      |                            | 340.0   | 9600                    | —  | —                | —                               | 1  | 120**  | 4800.0                              | —  | 6.0   | 4.0   | 2.5   |
| BLUE-GREEN ALGAE                    |                            |   |                         |  |                  |                                 |  |  |                                     |  |   |   |   |
| <i>Synechococcus cedrorum</i>       | grana-free chloroplasts    | 0.26  | 4.3                     | —  | —                | —                               | 1  | 32**   | 4.3                                 | —  | 18.0  | 12.0  | 0.8   |
| DIATOMS                             |                            |   |                         |  |                  |                                 |  |  |                                     |  |   |   |   |
| <i>Nitzschia dissipata</i> . . .    | grana-free chloroplasts    | 0.9*  | 10.2                    | —  | —                | —                               | 2.5  | 60**   | 10.2                                | —  | 5.9   | 4.0   | 2.5   |
| BACTERIA                            |                            |   |                         |  |                  |                                 |  |  |                                     |  |   |   |   |
| <i>Rhodospirillum rubrum</i>        | free grana                 | 0.016*  | 0.02                    | —  | —                | —                               | 34   | 7  | 0.02                                | 29.0   | 14.0  | 10.0  | 1.0   |

\* Chlorophyll content per cell. \*\* Monolayers.

column *i* refer to measurements made in the latter. Those obtained from suspensions surpass those of column *i* by a factor 2–3. Since deformation is expected to occur more readily in dried preparations than in sections, the values derived from the latter were preferred.

Table I shows that, even though both area and chlorophyll content of the various plastids, columns *c* and *d*, may vary with a factor  $10^4$ , the lamellar area available per chlorophyll molecule, column *m*, proves to be everywhere of the same order of magnitude. In the mean it is a few times  $100 \text{ \AA}^2$ .

## DISCUSSION

First, two general remarks may be made.

The number of grana per chloroplast, Table I column *g*, is unusually high. This is at least partly due to the above mentioned way of interpreting electron micrographs of sections. In addition, however, the sectioning technique seems to reveal that the number of grana per chloroplast is higher than it was previously supposed to be when the estimations were based on dried suspensions. It was also noticed that the dimensions measured in dried and in sectioned lamellae do not agree. For this reason it seems advisable to be very careful when drawing conclusions from electron micrographs of dried preparations.

The second remark deals with the nomenclature of chlorophyll-containing plastids. Because in electron microscopical preparations of dried suspensions no fundamental difference could be observed between lamellar chloroplasts and free grana it was suggested by one of us (THOMAS (1955)) that the terms "granular chloroplast" and "lamellar chloroplast" might be discarded and replaced by the terms "chloroplast" and "granum" respectively. The application of the original terms seemed merely to rest on the size of the particles. In this way it was difficult to decide whether plastids of intermediate size, e.g. those of diatoms, should be called "chloroplasts" or "grana". However, when introduction of the sectioning technique and improvement of fixation methods enabled more accurate observation, it seemed possible to indicate distinct differences between lamellar chloroplasts and grana. These differences concern the way in which the lamellae are arranged.

In granulated chloroplasts intragranular lamellae consist of 70–100 Å thick double layers *cf.* FREY-WYSSLING and STEINMANN (1953), FINEAN, SJÖSTRAND and STEINMANN (1953), STEINMANN and SJÖSTRAND (1955) and HODGE, MCLEAN and MERCER (1955). In the grana-free chloroplasts of *Fucus* and *Chlorella* LEYON and VON WETTSTEIN (1954), and ALBERTSON and LEYON (1954) respectively observed that the about 50 Å thick lamellae are aggregated in sets of 4–8, thus forming laminae. The same may be seen in a figure, nr 7, of a cross-section of *Nitella* chloroplasts published by MERCER *et al.* (1955), while the width of the laminae in the "chromatoplasm" of *Phormidium* shown in a figure, nr 7, found in a paper by NIKLOWITZ and DREWS (1956), suggests that these laminae too possess this structure. In the present study a number of electron micrographs (ELBERS, MINNAERT and

THOMAS (to be published)) revealed that such structures also occur in the lamellated chloroplasts studied here.

These data suggest that there is a fundamental difference between grana and lamellated chloroplasts. In grana the lamellae are double layers which are not aggregated in sets, while in lamellated chloroplasts the lamellae seem to be monolayers and occur in sets of 4-8. If this is right, the plastids of the studied diatom should be called lamellated chloroplasts. At present it is still too early to propose a definite classification key. However, the earlier mentioned suggestion (THOMAS (1955)) seems to be contradicted by the observations given above and therefore is withdrawn.

NIKLOWITZ and DREWS (1955) prepared sections of *Rhodospirillum rubrum*. They observed lamellar structures which are absent in non-photosynthetic bacteria. The authors remarked that these structures may contain photosynthetic pigments. It was made highly probable by PARDEE, SCHACHMAN and STANIER (1952), SCHACHMAN, PARDEE and STANIER (1952) and THOMAS (1952) that in photosynthetic bacteria the bacteriochlorophyll is stored in grana. In the micrographs used in the present study the lamellated structures were also observed, and they are assumed to represent free grana. When the bacteriochlorophyll density at the lamellar surface is calculated on the base of this assumption, it proves to be of the same order as the chlorophyll density in other objects. Our assumption seems to find corroboration in this result.

It is evident from Table I that, though structure and dimensions of the various plastids widely vary, the mean area of lamellar monolayer available per chlorophyll molecule is of a constant order. DUYSSENS (1952) came to the conclusion that energy transfer with an efficiency of 96 % between chlorophyll *a* and chlorophyll *b*, or between various bacteriochlorophyll types, requires a distance of 33 and 40 Å respectively between the centres of cubically arranged molecules. This distance corresponds with an area of  $8.5 \cdot 10^2 \text{ Å}^2$  and  $12.6 \cdot 10^2 \text{ Å}^2$  for, respectively, chlorophyll and bacteriochlorophyll molecules arranged in the same plane. The areas calculated in the present study, Table I column *m*, are smaller. This result indicates that in various kinds of plastids a highly efficient energy transfer is possible between chlorophyll molecules even when these molecules are regularly distributed over the lamellar surfaces.

#### ACKNOWLEDGEMENT

We wish to acknowledge here with deep respect the many stimulating discussions with and the continuous interest in our work shown by the late director of the Biophysical Research Group, Professor Dr Ir A. J. Kluiver.

#### SUMMARY

The chlorophyll content of the plastids occurring in different group of plants was determined.

In the species studied here the number of chlorophyll molecules per lamellar area unit was found to be fairly constant.

These results, and also the possibility of a fundamental difference between lamellate chloroplasts and grana, were discussed.

## REFERENCES

- ALBERTSON, P. A. and H. LEYON. 1954. *Exp. Cell Res.* 7: 288.
- ARNON, D. I. 1949. *Plant Physiol.* 24: 1.
- DÜVEL, D. and W. MEVIUS Jr. 1952. *Naturwiss.* 39: 23.
- DUYSENS, L. N. M. 1952. Thesis. Utrecht.
- ELBERS, P. F., K. MINNAERT and J. B. THOMAS. to be published.
- FINEAN, J. B., F. S. SJÖSTRAND and E. STEINMANN. 1953. *Exp. Cell Res.* 5: 557.
- FREY-WYSSLING, A. 1953. *Submicroscopic Morphology of Protoplasm*. Amsterdam. Houston. New York.
- FREY-WYSSLING, A. and E. STEINMANN. 1953. *Vierteljahrsschr. naturforsch. Ges. Zürich.* 98: 20.
- GOEDHEER, J. C. Thesis. Utrecht. to be published.
- GRANICK, S. 1949. *Photosynthesis in Plants*. Ames. p. 113.
- HODGE, A. J., J. D. MCLEAN and F. V. MERCER. 1955. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 1: 605.
- LEYON, H. 1954. *Exp. Cell Res.* 6: 497.
- LEYON, H. and D. VON WETTSTEIN. 1954. *Z. Naturforsch.* 96: 471.
- MERCER, F. V., A. J. HODGE, A. B. HOPE and J. D. MCLEAN. 1955. *Australian J. Biol. Sci.* 8: 1. fig. 7.
- METZNER, H. 1952. *Protoplasma.* 41: 129.
- METZNER, P. 1937. *Ber. deutsch. bot. Ges.* 55: 16.
- NIEL, C. B. VAN and W. ARNOLD. 1938-1939. *Enzymologia.* 5: 244.
- NIKLOWITZ, W. and G. DREWS. 1955. *Arch. Mikrobiol.* 23: 123.
- NIKLOWITZ, W. and G. DREWS. 1956. *Arch. Mikrobiol.* 24: 134.
- PARDEE, A. B., H. K. SCHACHMAN and R. Y. STANIER. 1952. *Nature.* 169: 282.
- RABINOWITCH, E. I. 1945. *Photosynthesis and Related Processes. I.* New York.
- SCHACHMAN, H. K., A. B. PARDEE and R. Y. STANIER. 1952. *Arch. Biochem. Biophys.* 38: 245.
- STEINMANN, E. 1952. *Exp. Cell Res.* 3: 367.
- STEINMANN, E. and F. S. SJÖSTRAND. 1955. *Exp. Cell Res.* 8: 15.
- STRAUS, W. 1953. *Bot. Rev.* 19: 147.
- STRUGGER, S. 1950. *Naturwiss.* 37: 166.
- STRUGGER, S. 1951. *Ber. deutsch. bot. Ges.* 64: 69.
- THOMAS, J. B. 1952. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. Amsterdam.* C 55: 207.
- THOMAS, J. B. 1955. *Progress in Biophysics and Biophysical Chemistry*. London. 5: 109.
- THOMAS, J. B., M. BUSTRAAN and C. H. PARIS. 1952. *Biochim. Biophys. Acta.* 8: 90.
- THOMAS, J. B., L. C. POST and N. VERTREGT. 1954. *Biochim. Biophys. Acta.* 13: 20.
- WEIER, E. 1938. *Bot. Rev.* 4: 497.
- WEIER, T. E. and C. R. STOCKING. 1952. *Bot. Rev.* 18: 14.
- WOLKEN, J. J. and F. A. SCHWERTZ. 1953. *J. Gen. Physiol.* 37: 111.

FLORISTISCHE NOTITIES 19-34

DOOR

S. J. VAN OOSTSTROOM EN TH. J. REICHGELT

(Rijksherbarium, Leiden)

(Ontvangen 3 October 1956)

Deze serie Floristische Notities bevat in hoofdzaak een aantal aanwinsten der Nederlandse flora, die ook reeds, zeer in het kort, besproken werden in onze lijsten in De Levende Natuur 57, 1954, p. 232-234 en 58, 1955, p. 224-226.

No. 26 werd bewerkt door Prof. Ir. J. L. van Soest te 's-Gravenhage.

19. **Dryopteris filix-mas** (L.) Schott monstr. **polydactyla** (Moore) — *Lastrea filix-mas* (L.) Presl *polydactylum* Moore, Ferns Gr. Brit. and Ir. Nat. pr., 1855, p. 8, pl. XVI B.

Wassenaar, Voorlinden, langs steile greppelkant in bos aan de binnenduinrand, leg. J. J. Barkman no. 4272, 24 Oct. 1953 (L).

Bij deze monstrositeit, oorspronkelijk door ons (1, p. 232) vermeld als monstr. *cristata*, is de top van het blad meermalen gaffelvormig vertakt en zijn de uiteinden van deze vertakkingen gekroesd; de overigens normale segmenten le orde van het gehele blad zijn één of meer malen gaffelvormig vertakt en aan hun top eveneens gekroesd.

1. S. J. VAN OOSTSTROOM EN TH. J. REICHGELT, Nieuwe plantensoorten en -vormen in Nederland gevonden in 1953. De Levende Natuur 57, 1954, p. 232-234.

20. **Polygonum convolvulus** L. var. **subalatum** Lej. et Court.

Tilburg, terrein Tilburgse wolwasserij, leg. S. E. de Jongh, S. J. van Ooststroom en Th. J. Reichgelt, 19 Sept. 1953, herb. v. O. no. 17461 (L); idem, leg. J. H. Kern, S. J. van Ooststroom en Th. J. Reichgelt, 19 Sept. 1955, herb. v. O. no. 18621 (L).

Deze variëteit werd vroeger (3, p. 1528) ten onrechte van verscheidene plaatsen in Nederland vermeld. Bij een onderzoek van herbarium-materiaal van de als zodanig opgegeven planten bleek namelijk, dat zij binnen de variabiliteit van de typische vorm der soort vallen, die stomp gekielde tot zeer smal gevleugelde bloemdek-slippen heeft. DANSER (1, p. 211) en DE WEVER (4, p. 22) wezen ook reeds hierop, waarbij DANSER tot de te ver gaande conclusie komt dat „we geen var. *subalatum* van *P. convolvulus* moeten onderscheiden”. Het boven geciteerde materiaal vertoont echter zo opvallend duidelijk gevleugelde bloemdekken, dat we niet aarzelen dit tot de var. *subalatum* Lej. et Court. (2, p. 59) te brengen. Het komt bovendien volkomen overeen met het in Leiden aanwezige isotype dezer variëteit: LEJEUNE et COURTOIS, Choix Pl. Belg. no. 263.

1. B. H. DANSER, Bijdrage tot de kennis van eenige Polygonaceae. Ned. Kruidk. Arch. 1920 (1921) p. 208-250.
2. A. L. S. LEJEUNE en R. COURTOIS, Compendium Florae Belgicae 2, 1831.
3. L. VUYCK, Prodrum Florae Batavae ed. 2, I, 3, 1904.
4. A. DE WEVER, Lijst van wildgroeijende en eenige gekweekte planten in Z.-Limburg IV. Jaarb. Nat. Hist. Gen. Limb. 1914, p. 7-102.

21. **Chenopodium crassifolium** Hornem. —? *C. botryodes* Sm.  
—? *C. chenopodioides* (L.) Aellen (Fig. 1).

Deze soort wordt in de Flora of the British Isles van CLAPHAM, TUTIN en WARBURG, 1952 en in de door LAVALRÉE bewerkte aflevering (vol. 1, fasc. 2) van de Flore générale de Belgique, 1953, resp. onder de naam *C. botryodes* Sm. en *C. chenopodioides* (L.) Aellen vermeld.

Daar het in beide flora's aangegeven areaal ook ons land omvat, lag de mogelijkheid voor de hand, dat de soort ook hier te lande



Fig. 1. Vondsten van *Chenopodium crassifolium* Hornem. in Nederland.

voorkomt, maar tot nu toe over het hoofd gezien is. Bij het doorzien van het herbarium-materiaal van het Rijksherbarium en van de Kon. Ned. Botanische Ver. bleken onder *C. rubrum* L. een aantal exemplaren van *C. crassifolium* aanwezig te zijn. Dat deze exemplaren als *C. rubrum* waren opgevat is begrijpelijk, daar beide soorten een grote overeenkomst met elkaar vertonen in habitus en bladvorm. Het kenmerk, waardoor beide met zekerheid van elkaar kunnen worden onderscheiden, wordt gevonden in de vorm van het bloemdek van de zijdelingse bloemen der bloemkluwens. Dit is bij *C. rubrum* diep gedeeld en bij *C. crassifolium* bijna tot aan de top vergroeid, zodat hier de vrucht ingesloten is in een zakvormig omhulsel, waarvan de slipjes bovenaan gekield zijn. Bovendien zijn de bladen van *C. crassifolium* meestal ondieper en minder getand dan die van *C. rubrum*, hoewel

bij de laatste soort toch ook bijna gaafrandige bladen kunnen voorkomen.

*C. crassifolium* is in bovengenoemde herbaria door de volgende exemplaren vertegenwoordigd:

Zandvoort, op duinakkers, *L. Buse*, Aug. 1842, op een vel samen met *C. rubrum* (NBV); Amsterdam, Hoedemakerspad, *C. M. van der Sande Lacoste*, *J. G. H. Rombouts* en *J. J. F. H. T. Merkus Doornik*, s. dat. (NBV); tussen Amsterdam en Sloterdijk, IJkant, *J. E. van der Trappen*, 7 Sept. 1839 (NBV); Leiden, „in ruderatis”, *F. Dozy*, s. dat. (NBV); Zwijndrecht, langs een dijk, *F. van Hoven*, 1849 (NBV); Middelburg, Oude Veerse weg, *D. Lako*, Aug. 1885 (L); idem, *C. Brakman*, 14 Sept. 1943 (L).

Hoewel we niet volkomen overtuigd zijn, dat *C. crassifolium* Hornem. de correcte naam van deze soort is, vermelden wij haar toch voorlopig als zodanig, daar het ons van belang lijkt, het voorkomen van deze nieuwe indigeen in Nederland vast te leggen. Wij hopen later op de nomenclatorische zijde van deze kwestie terug te komen.

## 22. *Amaranthus tamariscinus* Nutt.

Tilburg, terrein van de wolwasserij Bern. Pessers, een ♂ en een ♀ ex., leg. *S. E. de Jongh*, *S. J. van Ooststroom* en *Th. J. Reichgelt*, 19 Sept. 1953 (L en herb. de Jongh); idem, een ♂ ex., leg. *S. E. de Jongh*, *J. H. Kern* en *S. J. van Ooststroom*, 26 Oct. 1953, herb. v. O. no. 17552 (L).

*A. tamariscinus* behoort tot de groep der tweehuizige *Amaranthus*-soorten, die vaak tot een afzonderlijk genus, *Acnida* L., gebracht worden. Ook wij (1, p. 232) hebben deze plant oorspronkelijk onder de naam *Acnida tamariscina* (Nutt.) Wood vermeld. Na kennisname van de overwegingen, die SAUER (2) ertoe gebracht hebben, *Acnida* met *Amaranthus* te verenigen, plaatsen wij nu de soort ook liever in het laatstgenoemde geslacht.

Een korte beschrijving van de soort moge hier volgen:

Plant tweehuizig. Stengels rechtopstaand, al of niet vertakt, 20–50(–150) cm hoog. Bladen vrij lang (tot 5 cm) gesteeld, langwerpig ruitvormig tot langwerpig eirond, met versmalde voet en met stompe, iets uitgerande top met een topspitsje, 3–8(–10) cm lang en 1–3(–4) cm breed. Bloemen in beide geslachten in een eindingse en talrijke okselstandige smalle, bebladerde schijnaren. Schutblaadjes lancetvormig, toegespitst, met duidelijke, aan de top uitstekende middennerf,  $1\frac{1}{2}$ –2 mm lang. Bloemdek der ♀ bloemen 1–2-bladig, het kortste blaadje vaak rudimentair, het langste smal lancetvormig, toegespitst, met duidelijke middennerf, ca.  $1\frac{1}{4}$ –2 mm lang. Bloemdek der ♂ bloemen 5-bladig, de buitenste blaadjes langwerpig lancetvormig, toegespitst, met duidelijke, aan de top uitstekende middennerf, ca. 3 mm lang, de binnenste breder, omgekeerd eirond, stomp of uitgerand, met een topspitsje, ca.  $2\frac{1}{2}$  mm lang. Vrucht in het midden overdwars openspringend, ca.  $1\frac{1}{2}$  mm lang.

De soort komt voor in de centrale Verenigde Staten, van N.-Dakota, Minnesota en Wisconsin in het Noorden, tot Texas, Louisiana en Alabama in het Zuiden, en voorts adventief in een aantal oostelijke en westelijke staten.

1. S. J. VAN OOSTSTROOM en TH. J. REICHGELT, Nieuwe plantensoorten en -vormen in Nederland gevonden in 1953. De Levende Natuur 57, 1954, p. 232-234.
2. J. SAUER, Revision of the dioecious Amaranths. Madroño 13, 1955, p. 5-46.

### 23. *Brassica tournefortii* Gouan.

Grave, bij graansilo, leg. B. Reichgelt en Th. J. Reichgelt, 10 Juli 1954, herb. Kern en Reichgelt no. 16689 (L).

*B. tournefortii* verschilt van alle tot nu toe in Nederland aangetroffen *Brassica*-soorten door de kleine bloemen met 3-4 mm lange kelkbladen en 5-7 mm lange kroonbladen.

Hieronder volgt een korte beschrijving:

Plant eenjarig. Stengel onderaan stijf behaard door lange en korte afstaande haren, naar boven kaal. Onderste bladen in een wortelrozet, gesteeld, liervormig veerdelig, met langwerpige tot cirkelronde eindslip en 4-12 paren van naar de bladvoet geleidelijk kleiner wordende zijslippen; de hogere bladen in grootte afnemend, met kortere steel tot zittend, minder diep gedeeld tot gaafrandig, alle borstelig behaard. Bloeiwijze tijdens de bloei gedrongen, zich spoedig verlengend. Bloemstelen 2-6 mm, vruchstelen 2-3 cm lang. Kelkbladen vrijwel rechtopstaand, 3-4 mm lang. Kroonbladen bleekgeel, 5-7 mm lang. Hauwen rechtop-afstaand tot afstaand, met inbegrip van de snavel  $3\frac{1}{2}$ - $6\frac{1}{2}$  cm lang, 2-3 mm breed, knobbelig; snavel 1 tot ruim 2 cm lang, meestal met 1 of 2 zaden.

Het areaal van deze adventieve soort is hoofdzakelijk Mediterraan. Zij komt voor van Spanje tot de Kaspische Zee en de Perzische Golf.

### 24. *Rosa afzeliana* Fr. en *R. coriifolia* Fr. in Nederland.

Van de subsectie *Eucaninae* Crépin der sectie *Caninae* Crépin waren tot nu toe uit Nederland slechts 2 soorten bekend, nl. *R. canina* L. en *R. dumetorum* Thuill. In 1953 werd op Vlieland een derde soort, *R. coriifolia*, aangetroffen, en in 1955 in de omgeving van Vollenhove en te Remmerden (gem. Rhenen) een vierde, *R. afzeliana*.

De verschillen tussen deze 4 soorten zijn in het kort in de volgende tabel samengevat:

- |    |   |                             |
|----|---|-----------------------------|
| 1a | Kelkslippen na de bloei teruggeslagen, vroeg afvallend. Bloemstelen 7-20 mm lang . . . . .  | 2                           |
| b  | Kelkslippen na de bloei afstaand tot opgericht, lang blijvend. Bloemstelen 3-10 mm lang . . . . .   | 3                           |
| 2a | Blaadjes kaal, ten hoogste van onderen op de middennerf iets behaard. Bladstelen kaal of weinig behaard; steunblaadjes kaal . . . . .   | <i>R. canina</i> L.         |
| b  | Blaadjes aan weerszijden, of althans van onderen meer of minder dicht behaard, soms zelfs zacht viltig. Bladstelen dicht behaard; steunblaadjes ten minste aan de onderzijde behaard . . . . .        | <i>R. dumetorum</i> Thuill. |
| 3a | Blaadjes kaal, vaak blauw berijpt. Bladstelen kaal; steunblaadjes kaal. Kelkbladen aan de buitenzijde kaal, doch met behaarde randen. . . . .   | <i>R. afzeliana</i> Fr.     |
| b  | Blaadjes ten minste aan de onderzijde dicht- tot viltig behaard. Bladstelen dicht behaard; steunblaadjes ten minste aan de onderzijde behaard. Kelkbladen aan de gehele buitenzijde behaard . . . . . | <i>R. coriifolia</i> Fr.    |

Behalve door bovengenoemde kenmerken zijn *R. afzeliana* en *R. coriifolia* nog van *R. canina* en *R. dumetorum* te onderscheiden door

hun habitus. De eerste twee zijn sterk uitstoelende struiken van gedrongen bouw, met rechtopstaande takken, terwijl de twee laatste slechts weinig uitstoelen en meestal langere, overhangende takken bezitten. Bovendien zijn de bottels bij de eerste twee meestal meer bolvormig, bij de laatste twee meestal meer eivormig. De bloemkleur is bij *R. afzeliana* en *R. coriifolia* meestal donkerder rose dan bij de beide andere soorten. De op Vlieland aangetroffen exemplaren van *R. coriifolia* hadden echter witte bloemen.

Uit Nederland zagen we de volgende exemplaren:

*R. afzeliana* Fr.; Bentdijk, langs het Zwarte Meer (oude Zuiderzeedijk) ten Z.O. van Vollenhove, leg. A. Neumann, Aug. 1955 (L); idem, leg. D. Bakker, 10 Sept. 1955 en 23 Juni 1956 (L); Remmerden, gem. Rhenen, leg. M. T. Jansen, 21 Sept. 1955 (L).

*R. coriifolia* Fr.; Vlieland, duin aan de z.g. Lange Baan, even ten N. van het Vuurboetsduin, leg. S. J. van Ooststroom no. 17252, 8 Juli 1953 (L); idem, duinen bij het dorp, leg. M. T. Jansen, 29 Juli 1953 (herb. van der Ploeg).

## 25. *Hedysarum coronarium* L.

Oost-Souburg, opslag in preiveld, leg. D. J. de Visser, 23 Sept. 1953 (L).

Deze soort verschilt van de reeds eerder hier te lande adventief gevonden en door KLOOS (1, p. 191) vermelde *H. spinosissimum* L. op de volgende wijze:

### *H. spinosissimum* L.

Plant eenjarig.  
Bladen 4–8-jukig.  
Blaadjes klein, elliptisch tot langwerpig lijnvormig.  
Bloemen in weinig(2–6)-bloemige hoofdvormige trossen.  
Kelktanden duidelijk langer dan de kelkbuis.

Bloemkroon ongeveer 10–15 mm lang, rose.  
Peul 2–3(–4)-ledig; leden gestekeld en min of meer dicht en kort behaard.

### *H. coronarium* L.

Plant overblijvend.  
Bladen 2–5-jukig.  
Blaadjes groter, breed elliptisch tot omgekeerd eirond.  
Bloemen in 10-veelbloemige, aarvormige trossen.  
Kelktanden ongeveer even lang als of iets langer dan de kelkbuis.

Bloemkroon ongeveer 15–20 mm lang, rood.  
Peul 2–5-ledig; leden gestekeld en onbehaard.

*H. coronarium* wordt gevonden in het Middellandse Zeegebied in Spanje en Italië en misschien ook in N.-Afrika. Ze wordt als veevoeder en sierplant gekweekt en komt buiten haar natuurlijke areaal ook verwilderd en adventief voor.

1. A. W. KLOOS Jr., Aanwinsten van de Nederlandse flora in 1938. Ned. Kruidk. Arch. 49, 1939, p. 164–197.

26a. *Lotus uliginosus* Schkuhr var. *uliginosus* f. *bicolor* van Soest, nova forma.

Vexillum pro maxima parte aurantiacum, alae et carina luteae.

Anlo (Dr.), graslanden langs het Anloër Diepje, leg. *S. J. van Ooststroom* en *J. L. van Soest*, 23 Juli 1953, herb. v. *O.* no. 17385 (*L.* *type*; herb. de Jongh, herb. van Soest).

Op de genoemde vindplaats werd een groep planten aangetroffen, die opviel doordat de bloemen niet alleen in knoptoestand, doch ook later een fraai oranje-rode vlag vertoonden. (*J. L. van Soest*).

*b. Lotus uliginosus* Schkuhr var. *uliginosus* f. *pallidiflorus* van Soest, nova forma.

Corolla citrina, sed vexillum pro parte aurantiacum.

Ten Z. van Tinaarlo (Dr.), leg. *J. L. van Soest*, 22 Juli 1953, herb. v. *O.* no. 17369 (*L.* *type*; herb. van Soest).

Een vorm met op de oranje-rood aangelopen vlag na citroengele bloemen. (*J. L. van Soest*).

27. **Trifolium dubium** Sibth. f. **pseudopennatum** (Hegi) van Ooststr., nov. comb. — *T. filiforme* L. ssp. *dubium* (Sibth.) Gams f. *pseudopennatum* Hegi, Fl. Mitt.-Eur. IV, 3, 1923, p. 1289.

Leiden, langs spoorbaan achter Boerhaavelaan, leg. *S. E. de Jongh*, 22 Mei 1953 (*L.* en herb. De Jongh).

Bij deze vorm is het eindblaadje 2-3-spletig of in 3 blaadjes gedeeld, zodat in het laatste geval het blad vijftallig lijkt. Bij het geciteerde materiaal vertoont een deel der bladen genoemde afwijkingen.

28. **Zygophyllum fabago** L.

Rotterdam, Heijplaat, bij ijzerertshopen, leg. *S. E. de Jongh*, *J. H. Kern*, *S. J. van Ooststroom* en *Th. J. Reichgelt*, 14 Sept. 1954, herb. v. *O.* no. 18002 (*L.*).

Deze soort is de eerste vertegenwoordiger van het geslacht *Zygophyllum*, die hier te lande adventief is aangetroffen. Uit de familie der *Zygophyllaceae* was tot nu toe bij ons alleen, eveneens adventief, *Tribulus terrestris* gevonden.

Het geslacht *Zygophyllum* onderscheidt zich van *Tribulus* vooral door de vrucht; deze is bij *Zygophyllum* een doosvrucht, bij *Tribulus* een 5-delige splitvrucht.

*Z. fabago* is in het kort als volgt te karakteriseren:

Plant overblijvend, kruidachtig, aan de voet min of meer houtig wordend, kaal. Stengel rechtopstaand of op de bodem uitgespreid, gaffelvormig vertakt. Bladen tegenoverstaand, gesteld (steel 1-2 cm lang), even geveerd, met één paar blaadjes. Blaadjes vlezig, scheef omgekeerd eirond tot elliptisch, met afgeronde top en versmalde voet, 2-3½ cm lang en 1-2 cm breed. Bloemen alleenstaand of 2 bijeen in de hoeken der gaffelvormige vertakkingen, gesteld; steel 5-10 mm lang. Kelkbladen 5, langwerpig, 7-8 mm lang. Kroonbladen wit, met gele basis, ongeveer even lang als de kelk, omgekeerd eirond, met uitgerande top en wigvormig versmalde voet. Meeldraden 10, langer dan de kroonbladen; de helmraden bij hun voet met een lange, lijnvormige, aan de top onregelmatig 2- of 3-spletige schub. Stijl ongeveer even lang als de meeldraden. Doosvruchten hangend, langwerpig, 5-kantig, ca. 2½ cm lang, veelzadig.

Deze bij ons adventieve soort komt voor in een groot deel van het Middellandse Zeegebied, oostelijk tot in Z.-Rusland en Voor-Azië.

29. **Veronica anagallis-aquatica** L. · **V. catenata** Pennell  
(*V. × lackschewitzii* Keller in Bot. Közlem. 39, 1942, p. 158).

Neerbosch, in een sloot, leg. *B. Reichgelt*, 3 Sept. 1932 en 2 Juli 1933 (L).

In navolging van KLOOS (1, p. 140–148) werden tot voor kort in de Nederlandse flora's *V. anagallis-aquatica* L. en *V. catenata* Pennell als twee subspecies van *V. anagallis-aquatica* L. beschouwd, nl. resp. ssp. *eu-anagallis* Kloos en ssp. *aquatica* (Bernh.). De verschillen tussen deze beide taxa zijn echter zo groot, dat wij, ons aansluitend aan de in de moderne West-Europese literatuur algemeen heersende opvatting, ze als twee soorten willen beschouwen. Bovendien is hun bastaard steriel. De soorten zijn in hoofdzaak als volgt te onderscheiden:

*V. anagallis-aquatica* L.

Bloem- en vruchttrossen recht-opstaand tot weinig afstaand, vrij dicht.

Vruchtsteeltjes een scherpe hoek met de as van de bloeiwijze makend, 5–7(–8) mm lang.

Schutblaadjes lijnvormig, korter dan of even lang als de bloemsteeltjes tijdens de bloei.

Kelkslippen tegen de rijpe vrucht aangedrukt.

Bloemkroon lichtblauw.

Vrucht even lang als breed tot iets meer lang dan breed.

*V. catenata* Pennell

Bloem- en vruchttrossen duidelijk, tot loodrecht, afstaand, vrij ijl.

Vruchtsteeltjes een rechte of bijna rechte hoek met de as van de bloeiwijze makend, 3–5(–7) mm lang.

Schutblaadjes meer lancetvormig, even lang als of langer dan de bloemsteeltjes tijdens de bloei.

Kelkslippen van de rijpe vrucht afstaand.

Bloemkroon rose.

Vrucht even lang als breed tot meer breed dan lang.

De bastaard onderscheidt zich van beide ouders door de volkomen steriliteit; doordat de vruchten geheel onontwikkeld blijven, komen verschillen met de ouders wat betreft de lengte en de stand van de vruchtsteeltjes, de stand van de kelkslippen en de vorm van de vrucht niet tot uiting.

1. A. W. KLOOS Jr., Enkele opmerkingen naar aanleiding van het geslacht *Veronica*. Ned. Kruidk. Arch. 1917, p. 136–156.

30. **Bidens connatus** Mühlenb. var. **anomalus** Farwell (Fig. 2).

Ankeveen, leg. *J. Heimans* en *R. Peelen*, 1953 (AMD); Warmond, slootkant, leg. *S. J. van Ooststroom* no. 18009, 25 Sept. 1954 (L); Oegstgeest, Oudenhofpolder, slootkant, leg. *S. J. van Ooststroom* en *Th. J. Reichgelt* no. 18058, 7 Sept. 1954 (L); Leiden, Rapenburg waterkant, leg. *R. C. Bakhuizen van den Brink* Jr. no. 6204, 17 Aug. 1947 (L); idem, leg. *S. J. van Ooststroom* no. 9204, 18 Aug. 1947 (L);

idem, sloot aan de Haagweg, leg. *J. H. Kern, A. Neumann en Th. J. Reichgelt*, 10 Sept. 1955 (L); idem, aan de Zijl, leg. *S. E. de Jongh, J. H. Kern en Th. J. Reichgelt*, 8 Sept. 1956, herb. *Kern en Reichgelt* no. 16687 (L); 's-Gravenhage, langs het Verversingskanaal, leg. *R. M. van Urk* no. 119, 5 Aug. 1955 (L); Schiedam, Maasoever, leg. *W. Vervoort*, Sept. 1938 (L); Rotterdam, langs de Delfthavense Schie, leg. *J. H. Kern* no. 11407, 3 Sept. 1930 (L).

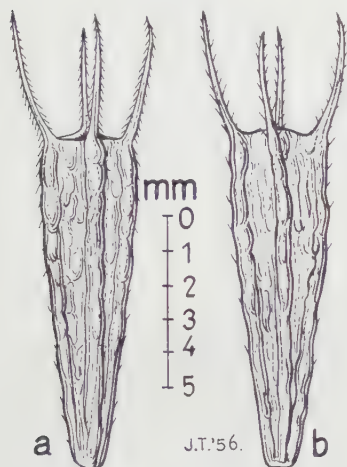


Fig. 2. Vruchten van *a: Bidens connatus* Mühlenb. var. *fallax* (Warnst.) Sherff; *b: B. connatus* Mühlenb. var. *anomalus* Farwell.

Behalve de bovengenoemde exemplaren behoren alle tot nu toe hier te lande aangetroffen planten van *B. connatus* tot de var. *fallax* (Warnst.) Sherff (1, p. 263), gekarakteriseerd door de meestal onge-deelde, grof getande, geleidelijk in de breed gevleugelde bladsteel versmalde bladen, de grote, tot 6 cm lange, vaak bladachtige buitenste omwindselbladen, en de naar achteren gerichte haakjes aan het bovenste deel van de randen van de vrucht en aan de naalden (fig. 2, *a*). De var. *anomalus* komt met var. *fallax* overeen, doch heeft alle haakjes aan de randen van de vrucht en aan de naalden naar voren gericht (fig. 2, *b*). Zij blijkt de laatste jaren vooral in en om Leiden vrij algemeen voor te komen.

1. E. E. SHERFF, The genus *Bidens*. Bot. Ser. Field Mus. Nat. Hist. 16, 1937.

### 31. *Bidens subalternans* DC. (Fig. 3).

Nadat KLOOS (1, p. 118) gewezen had op het voorkomen van deze soort op woladventiefterreinen te Tilburg, is zij nog herhaaldelijk daar ter plaatse verzameld. De variabiliteit in bladvorm der gevonden planten geeft ons aanleiding tot de volgende opmerkingen.

Vergelijken we ons materiaal met de door SHERFF (2, p. 462 en pl. CX) gegeven beschrijving en afbeelding van de typische vorm (fig. 3, *c*), dan blijkt, dat het merendeel onzer planten meer gedeelde bladen met smallere slippen heeft. Deze slippen zijn lancetvormig tot smal lancetvormig (fig. 3, *b*), terwijl ook vrijwel lijnvormige (fig. 3, *a*) voorkomen. Planten, die deze laatste vertonen moeten tot var.

*simulans* Sherff (2, p. 465) gerekend worden, of naderen althans zeer sterk tot deze variëteit.

Tilburg, terrein wol- en huidenfabriek B. Pessers, leg. *Pater Ludovicus*, 24 Oct. 1938 (L); idem, leg. *A. W. Kloos Jr.*, 17 Sept. 1940, 15 Oct. 1949, 19 Oct. 1949, 2 Oct. 1951 (L); idem, leg. *J. H. Kern* en *Th. J. Reichgelt* no. 6296, 28 Sept. 1947 (L); idem, leg. *S. E. de Jongh*, *J. H. Kern* en *S. J. van Ooststroom*, 26 Oct. 1953, herb. v. O. no. 17535 (L). Waarschijnlijk moet hier ook toe gerekend worden een niet bloeiend exemplaar: Wormerveer, bij de meelfabriek De Vliet, leg. *A. W. Kloos Jr.*, 3 Nov. 1914 (L).

Behalve deze smalbladige exemplaren werd ook een plant aangetroffen, die wat bladinsnijding betreft, geheel overeenkomt met de door SHERFF gegeven afbeelding van de typische vorm, doch waarbij de bladslippen breder zijn, vrijwel eirond en iets minder lang toege-

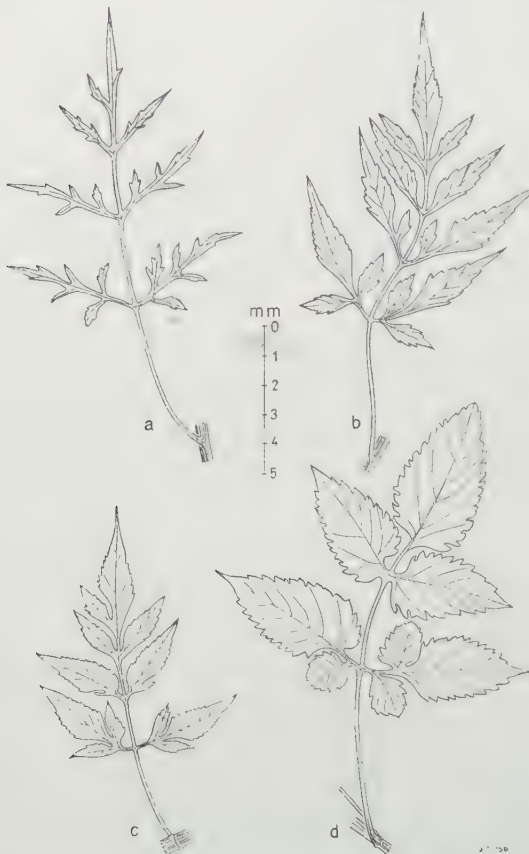


Fig. 3. Middelste stengelbladen van *Bidens subalternans* DC.; verklaring zie tekst; *a, b* en *d* orig., *c* naar SHERFF.

spitst (fig. 3, *d*). Deze nadert, althans wat de vorm der slippen betreft, tot var. *unipinnatus* Sherff (2, p. 466), hoewel bij deze variëteit de bladen enkel geveerd zijn. Het bedoelde exemplaar is het volgende:

Tilburg, terrein wol- en huidenfabriek B. Pessers, leg. *S. E. de Jongh, J. H. Kern* en *S. J. van Ooststroom*, 26 Oct. 1953, herb. v. O. no. 17537 (L).

Ook de vorm van de vruchten van *B. subalternans* geeft aanleiding tot een enkele opmerking. Bij het Nederlandse materiaal komt het vaak voor, dat de buitenste vruchten der hoofdjes niet alleen korter zijn dan de binnenste, doch ook naar boven niet of minder versmald, terwijl de naalden vaak minder ontwikkeld zijn of zelfs geheel ontbreken. In de determinatietabel van SHERFF (2, pp. 54 en 55) zou men op grond van deze kenmerken kunnen komen tot *B. bigelovii* A. Gray. Door vergelijking met materiaal van deze soort en van *B. subalternans* zijn we echter tot de overtuiging gekomen, dat onze planten tot de laatste gerekend moeten worden, en dat SHERFF met het voorkomen van dimorphie bij de achenen van *B. subalternans* in zijn tabel niet voldoende rekening heeft gehouden.

1. A. W. KLOOS Jr., Aanwinsten van de Nederlandse flora in 1940. Ned. Kruidk. Arch. 51, 1941, p. 94-121.
2. E. E. SHERFF, The genus *Bidens*. Bot. Ser. Field Mus. Nat. Hist. 16, 1937.

### 32. *Chrysanthemum viscido-hirtum* (Schott) Thell. (Fig. 4).

Rotterdam, Maashaven, terrein van de Graansilo Mij., leg. *S. E. de Jongh, J. H. Kern* en *S. J. van Ooststroom*, 6 Juli 1954, herb. v. O. no. 17779 (L).

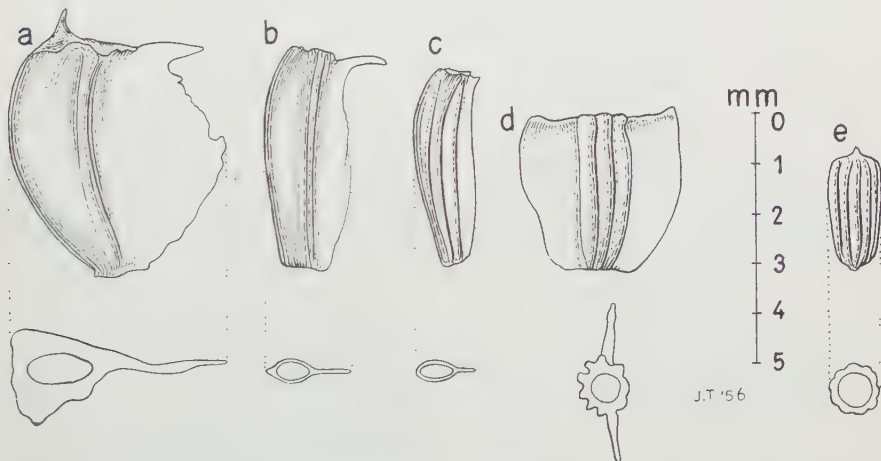


Fig. 4. *a-c*: vruchten van *Chrysanthemum viscido-hirtum* (Schott) Thell.; *d-e*: vruchten van *C. segetum* L.; verklaring zie tekst; bij de schematische doorsneden der vruchten moet het centrum van het hoofdje aan de rechterzijde worden gedacht.

Deze soort lijkt veel op *C. segetum* L. wat habitus, bladvorm en kleur van de hoofdjes betreft, doch is er o.a. door de volgende kenmerken van te onderscheiden:

#### *C. viscido-hirtum* (Schott) Thell.

Stengel en takken dicht bezet met afstaande haren, waar-tussen klierharen.

#### *C. segetum* L.

Stengel en takken geheel kaal of ten hoogste aan de top met verspreide, meer of minder aangedrukte haren.

Vruchten der randbloemen op doorsnede driehoekig, met een mediane, naar het midden van het hoofdje gerichte, brede, bovenaan in een lange tand uitlopende vleugel (fig. 4, *a*).

Vruchten der schijfbloemen afgeplat, met een mediane, naar het midden van het hoofdje gerichte, smalle, bovenaan in een tand uitlopende vleugel; deze tand is bij de vruchten in het centrum van het hoofdje (fig. 4, *c*) minder sterk ontwikkeld dan bij de meer naar de rand geplaatste vruchten (fig. 4, *b*).

Vruchten der randbloemen op doorsnede cirkelrond, met twee laterale, bovenaan soms in een onduidelijke tand uitlopende vleugels (fig. 4, *d*).

Vruchten der schijfbloemen op doorsnede vrijwel cirkelrond, ongeveugeld (fig. 4, *e*).

Deze adventieve soort is afkomstig uit het Middellandse Zeegebied (N.-Afrika en Z.-Spanje).

### 33. *Scirpus cernuus* Vahl (Fig. 5).

Dordrecht, in een bak met grint op het stationsterrein, leg. *L. Posthumus*, Juli 1894 (L).

Bovengenoemd exemplaar werd oorspronkelijk gedetermineerd als *S. setaceus* L. Bij de revisie van de *Cyperaceae* voor de Flora Neerlandica werd het echter als *S. cernuus* herkend. De beide soorten verschillen door de volgende kenmerken:

#### *S. cernuus* Vahl

Stengels dun en slap.  
Schutbladen meestal korter dan tot even lang als de bloeiwijze.  
Kafjes bleek, ca. 11-nervig.

Meeldraden 3, zelden 2.

Vrucht (fig. 5, *f*, *a*) bijna platbol, zonder overlangse ribben, bij rijpheid gestippeld; epidermiscellen isodiametrisch.

#### *S. setaceus* L.

Stengels vrij stijf.  
Schutbladen langer dan de bloeiwijze.  
Kafjes roodbruin tot zwartachtig, ca. 7-nervig.

Meeldraden 2, zelden 3.

Vrucht (fig. 5, *b*) driekantig met bolle zijden, met 15–18 overlangse ribben, fijn dwars gerimpeld; epidermiscellen ten minste 4 maal zo lang als breed.

*S. cernuus* is in Europa een Middellandse-Zeegebiedsoort, die noordelijk voorkomt tot in N.W.-Frankrijk en Schotland. Verder komt zij voor in N.-Afrika en wordt ook vermeld van Z.- en O.-Afrika, Australië en Amerika. Hoewel het gevonden exemplaar, gezien de

groeiplaats, wel als een adventief of misschien als een verwilderde sierplant te beschouwen is, moet het toch niet uitgesloten worden

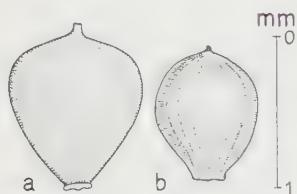


Fig. 5. Vruchten van a: *Scirpus cernuus* Vahl; b: *S. setaceus* L.

geacht, dat Nederland binnen het natuurlijke areaal van de soort valt. De dichtstbijzijnde vindplaats op het vasteland is volgens DELVOSALLE (1, p. 167, als *S. savii*) Boulogne.

1. L. DELVOSALLE, Sur la répartition de quelques Phanérogames au littoral belge. Les Natur. Belg. 31, 1950, p. 160-168.

### 34. **Verwildeerde cultuurplanten.**

#### a. ***Gaultheria shallon* Pursh.**

Wassenaar, Voorlinden, verwilderd aan de oprijlaan, leg. S. J. van Ooststroom no. 17526, 26 Sept. 1953 (L).

Herkomst: Westelijk N.-Amerika; bij ons als sierplant gekweekt.

#### b. ***Salvia glutinosa* L.**

Arnhem, Waterberg, rand van vijver in bos, niet ver van het Openluchtmuseum, leg. van Ewijk en J. J. G. Prick, 6 Sept. 1953 (L).

De plant is waarschijnlijk verwilderd uit de (Kruiden)tuin van het Openluchtmuseum.

Herkomst: Gebergten van Middel- en Z.-Europa; voorts in Azië, oostelijk tot de Himalaya.

#### c. ***Uvularia grandiflora* Sm.**

Warmond, bos van „t Huys te Warmont”, leg. Chr. G. van Leeuwen, April 1951 (L).

Herkomst: Oostelijk N.-Amerika; bij ons als sierplant gekweekt.

#### d. ***Ornithogalum prasandrum* Griseb.**

Noordwijk, bosjes aan de binnenduinrand bij Puikenduin, leg. J. H. Kern en S. J. van Ooststroom, 9 Mei 1953, herb. v. O. no. 16732 (L); idem, leg. S. E. de Jongh, J. H. Kern en S. J. van Ooststroom, 1 Mei 1954, herb. v. O. no. 17585 (L).

Herkomst: Oostelijk deel van het Middellandse Zeegebied.

Hoewel deze soort door Boom (1) niet wordt vermeld, vermoeden wij toch, dat ze als sierplant gekweekt werd of wordt, gezien het feit, dat ze in de onmiddellijke nabijheid van bollenvelden e.d. werd aangetroffen. Deze fraaie *Ornithogalum* lijkt veel op *O. nutans* L., doch verschilt van deze o.a. doordat alleen de binnenste krans van meeldraden bloembladachtig verbrede helmdraden heeft, terwijl de helmdraden van de buitenste krans priemvormig zijn. Bij *O. nutans* zijn alle helmdraden bloembladachtig verbreed.

- c. **Arrhenatherum elatius** (L.) J. et C. Presl var. **bulbosum** (Willd.) Spenner f. **variegatum** (Hitchc.) C. E. Hubbard.

Delft, in de berm van een sloot, leg. K. Bakker, 1 Mei 1954 (L).

Deze vorm onderscheidt zich door de witgestreepte bladen.

1. B. K. Boom, Flora der cultuurgewassen van Nederland 2, 1949.

### SUMMARY

These "Floristische Notities" contain with a few exceptions acquisitions to the flora of the Netherlands from the years 1953 and 1954. Mentioned are:

19. *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott monstr. *polydactyla* (Moore). First record for the Netherlands.
20. *Polygonum convolvulus* L. var. *subalatum* Lej. et Court. Has erroneously been recorded from several localities in the Netherlands, but has now been found as a wool alien near Tilburg.
21. *Chenopodium crassifolium* Hornem. An up till now overlooked native species, specimens of which were detected among herbarium material of *C. rubrum* L. A map showing the distribution in the Netherlands is given (fig. 1).
22. 23, 25, 28, and 32. *Amaranthus tamariscinus* Nutt., *Brassica tournefortii* Gouan, *Hedysarum coronarium* L., *Zygophyllum fabago* L., and *Chrysanthemum viscido-hirtum* (Schott) Thell. First records of these aliens for the Netherlands. Differential characters are given between *Hedysarum coronarium* L. and *H. spinosissimum* L., and between *Chrysanthemum viscido-hirtum* (Schott) Thell. and *C. segetum* L. (fig. 4).
24. *Rosa afzeliana* Fr. and *R. coriifolia* Fr. First records for the Netherlands of these up till now overlooked native species. A key is given to distinguish these two species from *R. canina* L. and from *R. dumetorum* Thuill.
26. Descriptions of two new forms of *Lotus uliginosus* Schkuhr.
27. First record of *Trifolium dubium* Sibth. f. *pseudopennatum* (Hegi) van Ooststr. for the Netherlands.
29. *Veronica anagallis-aquatica* L.  $\times$  *V. catenata* Pennell found in the Netherlands. Distinguishing characters between the parent species are given.
30. *Bidens connatus* Mühlenb. var. *anomalus* Farwell. Naturalized in several localities, especially in the western part of the country, mainly in the neighbourhood of Leyden. (fig. 2).
31. *Bidens subalternans* DC. The variability of the leaf form of this wool alien is discussed (fig. 3).
33. *Scirpus cernuus* Vahl. Found among the specimens of *S. setaceus* L. in the Rijks-herbarium. The plant was collected as early as 1894, probably as an alien or escaped from cultivation. Differences between the two species are listed (fig. 5).
34. A number of plants escaped from cultivation.

# THE AUXIN CONCENTRATION RULE FOR THE GEOTROPISM OF AVENA COLEOPTILES

BY

L. ANKER

(*Botanical Laboratory, State University, Utrecht*)

(*received October 3th, 1956*)

## INTRODUCTION

In a previous investigation (ANKER, 1954) it was found that the geotropic response of decapitated *Avena* coleoptiles is confined to a limited range of growth-substance concentrations, and that the optimal concentrations differ considerably for different auxins.

The experiments discussed in this paper were undertaken in order to find out what relation there is between the optimal auxin concentration required for the geotropic reaction and that required for straight growth when as auxins either indole acetic acid (IAA), indole aceto nitrile (IAN) or naphthyl acetic acid (NAA) were used.

The account of these experiments is followed by a study of the effect exercised by the extent of decapitation (the length of the part removed) on the geotropic reaction.

The results of both sets of experiments are discussed in connection with the lateral distribution hypothesis proposed by CHOLODNY (1927) for the explanation of the geotropic reaction.

Finally an attempt is made to estimate the auxin production of the tip of a coleoptile.

## METHODS

The method of investigation, fully described at an earlier occasion (ANKER, 1954), consists of measuring the curvature of decapitated coleoptiles after a horizontal stay of 75 minutes in an aerated auxin solution; the length of the removed part was 1 mm. The coleoptiles, from which the primary leaves had been pulled out were cut to a uniform length of 19 mm, and then placed on metal pins; two apparatuses were now available, each with ten pins. The figure given for the curvature is the average calculated for a set of ten coleoptiles. The curvatures were shadowgraphed with phototropically inactive light.

The *growth* of the coleoptiles was studied by the same method, the coleoptiles now being placed vertically in the same solutions and for the same period. The photographic paper was kept in a plate holder by means of a glass negative marked in square millimeters, so that with the aid of a lens the increase in length could easily be estimated with an accuracy of a tenth of a millimeter.

The experiments were carried out in phototropically inactive orange light in a room kept at a relative humidity of 90–96 % and at a temperature of 23° C.

#### THE RELATION BETWEEN THE OPTIMAL AUXIN CONCENTRATION FOR GROWTH AND THAT FOR GEOTROPISM

The relation between the optimal concentrations found for growth and for geotropism is shown in figures 1, 2 and 3. In the highly active IAN the curvature reached its highest value at a concentration of 0.01 mg/l. In the case of IAA and NAA the optimal concentrations were 0.075 and 0.4 mg/l respectively. At higher concentrations the geotropic response decreased until at saturation values for straight growth the coleoptiles remained uncurved in the horizontal position.

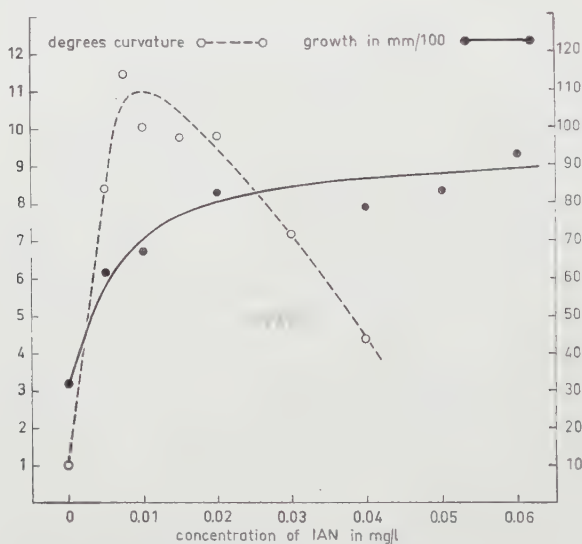


Fig. 1. Growth and geotropic curvature of decapitated *Avena* coleoptiles after 75 minutes in indole aceto nitrile solutions of various concentration.

This is shown for IAA in fig. 2. The same happened with IAN and NAA, as described in the previous publication. Since the molecular weights of IAN, IAA and NAA do not differ very much—being 156, 175 and 188—, comparison of figures 1, 2 and 3 provides us with a rough idea of their relative activity.

The magnitude of the geotropic curvature depends upon the difference in growth rate of the upper and lower side of the coleoptile. According to *СНОЛОДНУ*'s hypothesis this difference is caused by a lateral displacement of the auxin towards the lower side. Such a mechanism will only be effective so long as the absolute auxin concentration inside the coleoptile remains below the saturation value for the promotion of growth. This was actually found in the experiments we have just described, the largest curvatures being obtained

in the range of solutions where a small difference in the concentration causes the largest possible difference in the growth rate of the coleoptile. At saturation concentrations for growth the geotropic curvatures were small or absent.

The results, however, can not be regarded as "proof" of this theory. An alternative explanation of the results is possible, viz. that under the influence of the gravitational force the lower side of the coleoptile becomes more sensitive to *equally* distributed auxin in some way or another. A higher or lower sensitivity of a tissue to auxin means that it reacts as if the concentrations really were higher or lower. This mechanism, too, will operate at the lower concentrations only.

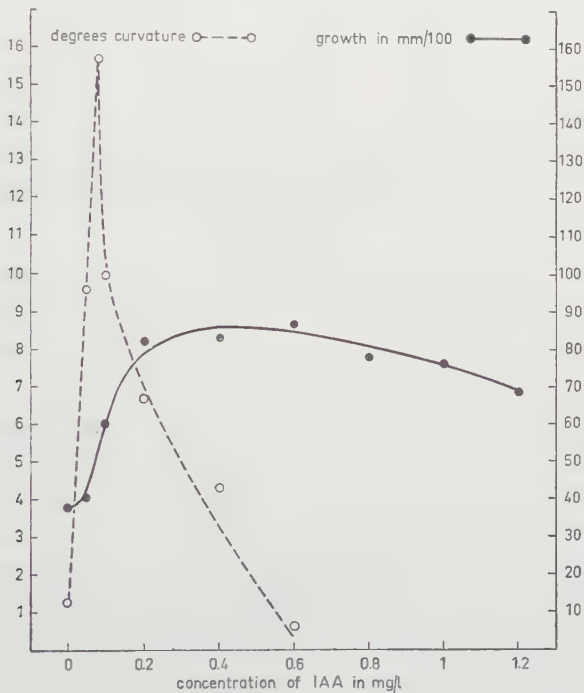


Fig. 2. Growth and geotropic curvature of decapitated *Avena* coleoptiles after 75 minutes in indole acetic acid solutions of various concentration.

The lateral displacement theory is mainly supported by the observations of DOLK (1930) with *Avena* coleoptiles and of DIJKMAN (1934) with *Lupinus hypocotyls*. They found that more auxin diffused into agar blocks from the lower side than from the upper one.

The value of this support, however, is limited by the possibility that the amount of free, diffusible auxin is larger in the lower side, whereas the total amount of auxin (free plus bound) in the upper and lower side may be the same. Growth would then be proportional to the amount of free auxin and not to the total amount of auxin.

It is difficult to design experiments which would prove the lateral

displacement theory of geotropism unless one could make use of the direct method of applying a radioactive auxin. It is doubtful, however, whether the differences would be large enough to be measured in this way (see BÜNNING *et al.* 1956). Perhaps the results of the next section will provide additional support to the lateral distribution hypothesis.

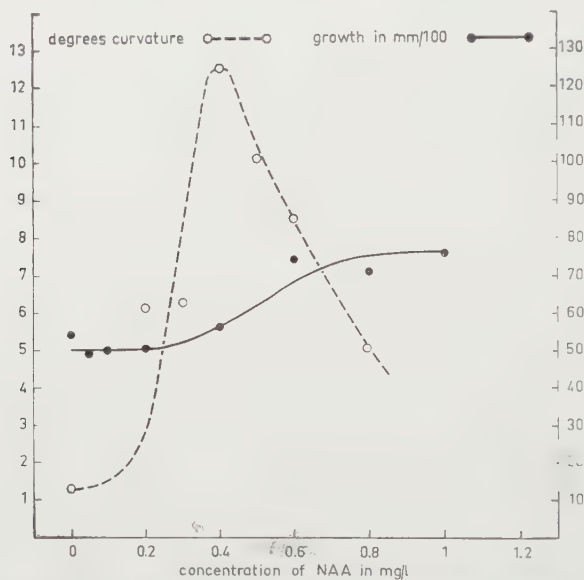


Fig. 3. Growth and geotropic curvature of decapitated *Avena* coleoptiles after 75 minutes in naphthyl acetic acid solutions of various concentration.

#### THE INFLUENCE OF THE EXTENT OF DECAPITATION ON THE MAGNITUDE OF THE GEOTROPIC CURVATURE

In a study on the effect which decapitation exercises on the magnitude of the geotropic curvature obtained in an auxin solution it appeared that the latter depends upon the length of the part that is removed. This is illustrated by fig. 4, which shows that the larger the removed part the smaller is the geotropic curvature. In other words: the *difference* in growth rate of upper and lower side of a coleoptile decreases when the length of the removed part increases.

The extent of decapitation did not influence the *growth rate* of the stump in an auxin solution. When the elongation of such coleoptile stumps of which a part either 1 or 2 mm long was removed and which were placed vertically in the same solution of 0.1 mg/l IAA and for the same period of 75 minutes was measured an exactly equal increase in length was observed. In two experiments the growth of the first set of decapitated coleoptiles (length of removed part 1 mm) amounted to  $0.66 \pm 0.05$  mm and  $0.61 \pm 0.04$  mm, whereas the growth of the second set of decapitated coleoptiles (length of removed part 2 mm) was  $0.68 \pm 0.05$  and  $0.59 \pm 0.05$  mm respectively. This indicates that the slower curving in the second set of decapitated stumps is not

due to a decreased growth capacity but only to a decrease in the difference in growth rate at the upper and the lower side.

Concerning the shape of the curved coleoptiles, it was noted that in the second set of decapitated stumps (length of removed part 2 mm) the curvature was situated nearer to the base of the stump than in

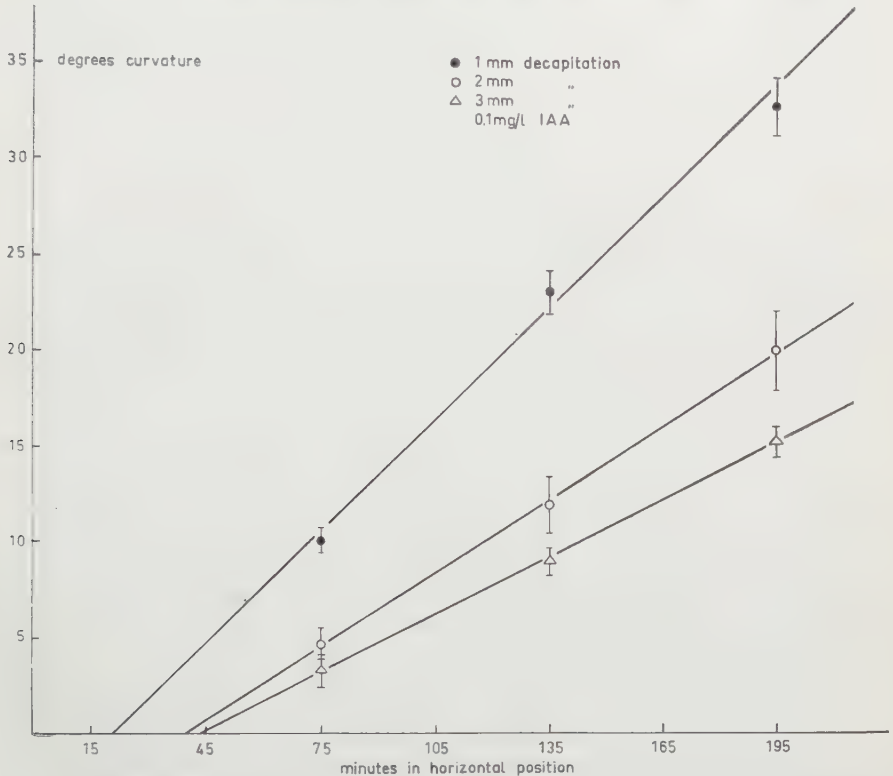


Fig. 4. The influence of the extent of decapitation on the geotropic reaction in a 0.1 mg/l IAA solution.

the first set (length of removed part 1 mm). As there is no reason to assume a migration from the zone of optimal sensitivity to gravity in the basal direction, the difference in shape of the curved zone could best be explained in terms of the lateral distribution hypothesis of CHOLODNY: the shift in the position of the curved zone would be due to a decreased capacity for lateral displacement in the second set of decapitated coleoptiles (length of removed part 2 mm) so that a sufficient difference in growth-substance concentration and hence in growth is reached at a greater distance from the top of the stump. The smaller curvature of the more apical parts, therefore, is not caused by a decreased sensitivity to gravity or by a decreased growth, but is due to the fact that the *difference* in auxin content is in this part less than in the more basal regions of the stump.

A diffusion of auxin through the cuticle may be left out of consideration in the latter experiments, since in a 0.1 mg/l solution of IAA the value found for the growth nor that found for the geotropic curvature of *non-decapitated* coleoptiles were different from those obtained in water. There is, however, a considerable permeation through the cuticle in a solution which contains ten times as much auxin (1 mg/l). Ten *non-decapitated* coleoptiles, placed vertically in the latter solution showed after 75 minutes an increase in length of  $0.84 \pm 0.11$  mm. In a solution containing 5 mg/l the growth was  $0.87 \pm 0.05$  mm and in the controls (in water)  $0.48 \pm 0.03$  mm. This further shows that the amount of auxin produced in the tip of a coleoptile remains below the saturation value for growth.

#### ESTIMATION OF THE AUXIN PRODUCTION BY THE TIP

Although it is evident that the auxin content of the growing zone is below the saturation value, it is difficult to determine the true auxin production in the tip. An estimation, however, is possible from the following facts. 1. A non-decapitated coleoptile shows an elongation of approximately 0.50 mm per 75 minutes in water. A 1 mm decapitated coleoptile shows the same increase in length in a solution of 0.075 mg/l IAA. 2. A non-decapitated coleoptile shows an average geotropic curvature of  $15.5^\circ$  in 75 minutes in water. This value was calculated from seven experiments with ten coleoptiles each:  $20.7^\circ \pm 0.8$ ,  $18.5^\circ \pm 1.5$ ,  $15.9^\circ \pm 1.1$ ,  $15.0^\circ \pm 1.4$ ,  $12.9^\circ \pm 1.3$ ,  $12.7^\circ \pm 1.1$ ,  $12.6^\circ \pm 1.4$ . The same curvature was again found at the optimal concentration of 0.075 mg/l IAA with decapitated coleoptiles. If we may assume with WILDMAN and BONNER (1948), REINERT (1950) and TERPSTRA (1954) that IAA constitutes the bulk of the natural auxin in *Avena*, and, moreover, that the uptake and transport are not much disturbed by decapitation, the natural auxin stream—not to be confused with the natural auxin content—from the tip to the growing zone will have the same concentration as when the tip is replaced by a solution containing 0.075–0.1 mg/l. This shows that the tip produces auxin in amounts which provide for a maximal rate of geotropic curvature rather than for maximal growth.

#### SUMMARY

Experiments with three different auxins viz. indole acetic acid, indole acetonitrile and naphthyl acetic acid revealed that the magnitude of geotropic curvature of *Avena* coleoptiles is regulated according to the following rule:

A geotropic curvature only appears in auxin concentrations which are sub-optimal for coleoptile growth. The largest curvatures occur in the range of solutions where small differences in the concentration cause large differences in the growth of the coleoptile.

The natural auxin production in an *Avena*-coleoptile tip provides for a maximal geotropic reaction and not for maximal growth.

The larger the part removed by decapitation the smaller the geotropic curvature of the stump and the nearer the zone of maximal curvature approaches the base.

Supplementary observations support the interpretation of the results according to the lateral distribution hypothesis proposed by CHOLODNY.

The stimulating discussions held with Prof. Dr. V. J. Koningsberger and with Dr. H. P. Bottelier on this topic are recognized with pleasure.

## REFERENCES

- ANKER, L. 1954. Proc. Kon. Akad. Wet. A'dam *C* 57: 304.  
BÜNNING, E., H. J. REISENER, F. WEYGAND, H. SIMON und J. F. KLEBE. 1956.  
Z. Naturforschung *11b*: 363.  
CHOLODNY, N. 1927. Biol. Zentralblatt 47: 604.  
DOLK, H. E. 1936. Rec. trav. bot. néerl. *31*: 509.  
DIJKMAN, M. J. 1934. Rec. trav. bot. néerl. *31*: 391.  
REINERT, J. 1950. Z. Naturforschung *56*: 375.  
TERPSTRA, W. 1953. Doct. Thesis Utrecht.  
WILDMAN, S. G. and J. BONNER. 1948. Am. J. Bot. *35*: 740.

# A NEW VARIETY OF *CABOMBA CAROLINIANA* GRAY

BY

J. D. VAN RAMSHORST (Utrecht) AND P. A. FLORSCHÜTZ (Utrecht)

(received Oct. 5th, 1956)

***Cabomba caroliniana*** Gray var. ***paucipartita*** Ramsh. et Florsch. nov. var.

A varietate typica differt foliis submersis in lacinias 20–60 (plerumque 20–40) 1–1,8 mm latas divisis.

Typus in herb. Utrecht, cultivated in aquaria.

The new variety differs from the type mainly in the number of terminal leafsegments (20–60 only, and mostly 20–40) and in the greater width of the latter (1–1,8 mm). Sometimes, especially in the basal parts of the plants, leaves are found with 3–20 terminal segments only. As far as we know, it occurs only in cultivation, but here it is, at least in aquaria in the Netherlands and in Germany, very common. Up to some time ago *Cabomba aquatica* Aubl., with very finely dissected leaves and yellow flowers, and the new variety were the only *Cabombae* cultivated in aquaria. The new variety went under the name of *C. caroliniana*. However, suspicion as to the correctness of this identification was raised when the first author received a plant whose leaves were divided into many long and narrow segments, and which grew much easier than *C. aquatica*. The larger leaves of this plant



Fig. 1

show 80–150 terminal segments, which are 0,4–1 mm wide, but in the basal parts of the plant sometimes some smaller and less strongly dissected leaves are found. After some time flowers appeared, and

these proved to agree entirely with the flowers of the plants cultivated under the name *C. caroliniana*.

*Cabomba caroliniana* is described in detail by the late NORMAN C. FASSETT in his monograph of the genus (Castanea 18: 116–128. 1953). It has far more numerous leafsegments, and the latter are but 0,3–0,8 mm wide. No species or variety with the flowers of *C. caroliniana* in combination with the broad terminal leafsegments of our

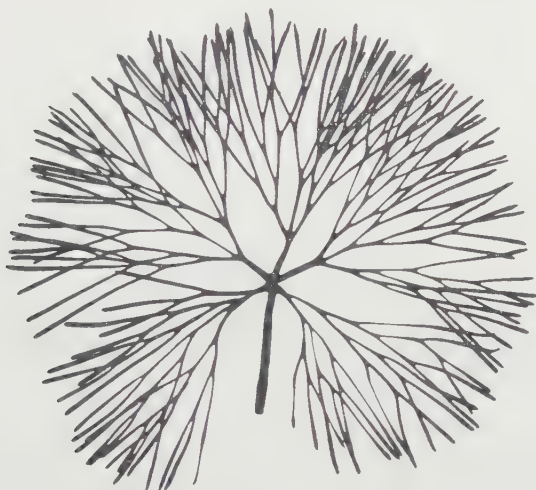


Fig. 2

plant is described by him. Leaves of both plants were sent to Dr. R. C. Rollins, Gray Herbarium of Harvard University, U.S.A., and he informed us that plants of *C. caroliniana* with broad leafsegments occur neither in the herbarium nor in American aquaria. It seems therefore reasonable to regard it as a new variety.

It should be interesting to know how this variety found its way into our aquaria, but unfortunately this problem can not be solved.

Fig. 1 shows a leaf of the new variety at natural size; Fig. 2 a leaf of *C. caroliniana* var. *caroliniana*.

# DE GROEIPLAATS VAN SCIRPUS AMERICANUS PERS. OP HET GROENE STRAND BIJ WEST-Terschelling

DOOR

V. WESTHOFF

(Laboratorium voor Plantensystematiek en -geografie van de Landbouwhogeschool, Wageningen)

EN

M. F. MÖRZER BRUIJNS

(Afdeling Natuurbescherming en Landschap van het Staatsbosbeheer, Utrecht)

(Ontvangen 10 oktober 1956)

*Scirpus americanus* Pers., ook bekend als *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart, is in Nederland zeer zeldzaam. Het vrijwel geheel verloren gegaan van één van de weinige groeiplaatsen in het Noorden des lands is aanleiding geweest tot het schrijven van dit artikel, dat bedoeld is als documentatie van de groeiplaats. De levensvoorwaarden zoals die er oorspronkelijk waren zijn daardoor vastgelegd, evenals de veranderingen, die in 1955 zijn opgetreden. Op deze manier blijft de mogelijkheid bestaan, de oecologische omstandigheden ter plaatse op Terschelling ook in de toekomst nog te vergelijken met die van elders.

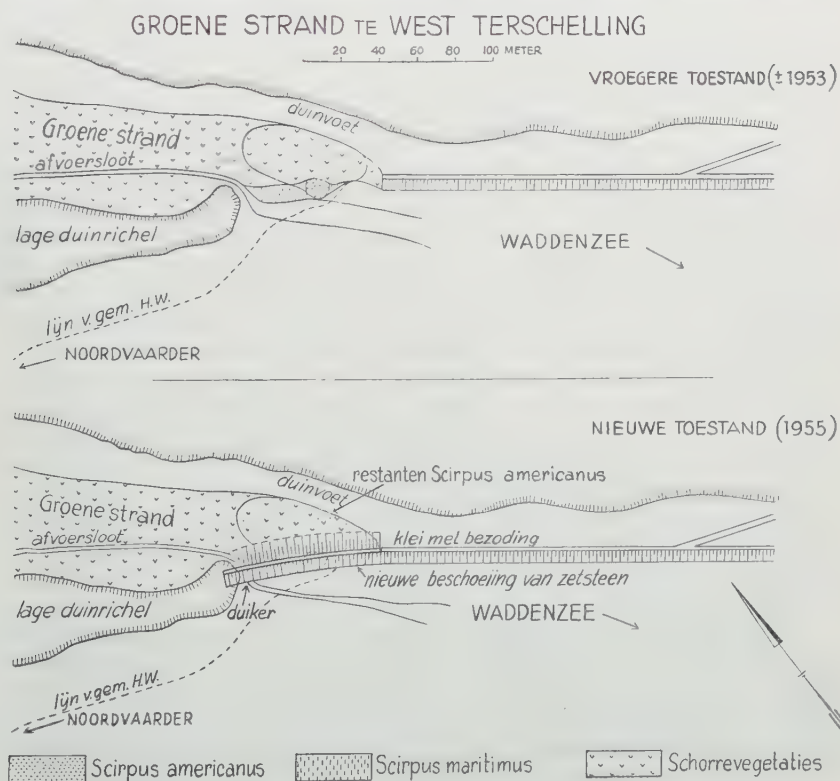
Volgens opgave van HEGI (dl. 2, p. 36-37) komt *Scirpus americanus* verspreid voor over een groot deel van N.W. Europa. De plant is er evenwel overal zeldzaam. Vindplaatsen worden vermeld van de benedenloop van de Leda, de Weser, de Ems, de Oste en de Elbe. Er zijn verder groeiplaatsen bekend van enkele plekken in Schleswig en in Westfalen. Aan de Noordzeekust is de soort waargenomen op Borkum en bij Swinemünde. Ook van Oost-Pruisen wordt de soort vermeld. Daar werd zij aangetroffen in gezelschap van *Triglochin palustris* L., *Ranunculus repens* L., *Ranunculus acer* L., *Glyceria fluitans* L. en *Trifolium repens* L. In Midden-Europa komt de soort niet Oostelijker voor dan Tirol. Er zijn enkele groeiplaatsen in Zwitserland en in het Rijndal. De plant is daarentegen algemeen in Zuid-West-Europa en bereikt langs de kust in België en Nederland de uiterste N.W. grens van zijn verspreidingsgebied in Europa. Terschelling is daar vermoedelijk met Borkum het meest Noordwestelijke punt.

Volgens CLAPHAM, TUTIN & WARBURG (1952) is er een twijfelachtige opgave uit Engeland van Lancashire; met zekerheid is de soort op de Britse eilanden alleen bekend van het Kanaaleiland Jersey. Als standplaatsbeschrijving geven deze auteurs: „margins of ponds near the sea, very local”, hetgeen, zoals wij nader zullen zien, met de aard van de groeiplaats op Terschelling overeenkomt. MEYER

& VAN DIEKEN vermelden in hun voortreffelijke locale flora van N.W.-Duitsland (1947), dat *Scirpus americanus* zeldzaam voorkomt op „Fluss- und Seeufer, feuchte Wiesen”, en noemen twee vindplaatsen in Osnabrück, een in Oldenburg, een in Oostfriesland en een op Borkum. De groeiplaats op Borkum wordt nader omschreven als „Ausgang der Kiebitzdelle und Bantjedelle gegen die Aussenweide”, een opvallende overeenkomst met de standplaats op Terschelling (zie beneden). Buiten Europa komt *Scirpus americanus* nog voor in Amerika en Australië.

Volgens KERN & REICHGELT (1956) is *Scirpus americanus* in Nederland bekend: „aan oevers van zilt en brak water, zeldzaam; op Texel, Terschelling, Vlieland, tussen Vlaardingen en Hoek van Holland, bij Bergen op Zoom; houdt langs de IJselmeerkust van Putten tot het Kamperciland en bij Vollenhove tot nu toe stand aan zoet water”. Zij voegen daaraan toe: „Ons land vormt met N.-Duitsland de Noordgrens”.

De groeiplaats op Terschelling is, gezien deze gegevens, in planten-geografisch opzicht interessant. Deze bevindt zich aan de Waddenzee-kust op het Groene Strand bij West-Terschelling. Het Groene Strand is een voormalige N.W.-Z.O. verlopende strandvlakte, gelegen aan de voet van de hoge duinen achter het dorp West-Terschelling. Het



is van de zandplaat de Noordsvaarder en de Noordzee gescheiden door een lage, ook ongeveer N.W.-Z.O. verlopende, duinrichel (zie situatieschets fig. 1). De Waddenzee heeft evenwel vanuit het Zuiden nog toegang tot het Groene Strand en kan daar met zeer hoog water en stormvloed en enige honderden meters landinwaarts doordringen. Het zeewater komt dan tot het punt waar een dam het Groene Strand scheidt van de Groene Pollen, de reeds veertig jaar lang geheel verzoete en tot grasland ontgonnen voortzetting van het Groene Strand, die door veel breder, zeker enige honderden meters brede jonge duinformaties van de Noordsvaarder en de zee worden gescheiden. Het Groene Strand is tegenwoordig dus een inham van de Waddenzee. De zee heeft er in de loop van de jaren op de ondergrond van het voormalige zandstrand een maximaal enige decimeters dikke laag zeeklei afgezet, die naar duinvoet en wad geleidelijk uitwigt.

Op deze klei heeft zich een interessante zilte schorrevegetatie ontwikkeld, waaraan het Groene Strand zijn naam dankt. Er groeien daar schorreplantengemeenschappen van het *Salicornieto-Spartinetum* en van het *Puccinellietum maritimae*. Nu loopt er een afvoersloot door het Groene Strand, die het overvloedige zoete water van de Groene Pollen en het daaromheen gelegen duingebied afvoert. Dit zoete water stroomde tot de zomer van 1955 aan het einde van het Groene Strand vrij en natuurlijk uit op de Noordsvaarder en zo naar zee. Er had zich daar aan de monding van de afvoersloot, waar zoet en zout water zich met elkaar mengden, vóór de schorrevegetatie een natuurlijke moerasvegetatie van *Scirpus maritimus* L. ontwikkeld. Op de overgang van de zeebiesvegetatie naar de daarachter en ongeveer 10 cm hoger gelegen schorregeselschappen groeide, op een oppervlakte van enige aren, *Scirpus americanus*. Het was een rijke groeiplaats, waar de soort bij duizenden stond, vanaf het open water met *Scirpus maritimus* tot even voorbij een sociatie van *Scirpus rufus* (Huds.) Schrad. Het optimum lag daartussenin, nl. in een sociatie van *Scirpus rufus* op afgeplagd terrein en in de oeverzone van de plas met *Scirpus maritimus*. De planten bereiken daar een hoogte van zeker 50 cm.

De mate van voorkomen en het oecologisch optimum van de soort zijn af te leiden uit de vijf opnamen, die in onderstaande tabel zijn samengevat. Deze opnamen zijn 15 Juli door Westhoff gemaakt volgens de methode van Braun-Blanquet. Zij vormen tezamen een transect van enkele meters door de groeiplaats. De eerste opname is nog in het open water gemaakt, de volgende twee aan elkaar grenzend en gelegen in de nog natte oeverzone, de vierde opname in een afgeplagd gedeelte en de vijfde op een oeverwalleke ongeveer 5 cm hoger dan de vorige, niet recent afgeplagd.

Opname I geeft een vegetatie weer, die het midden houdt tussen een fragmentair *Scirpetum maritimi* en een eveneens fragmentair *Puccinellietum maritimae*. Dit indiceert een standplaats, die permanent, doch zeer ondiep onder water staat, en wel waarvan het zoutgehalte schommelt tussen sterk en minder sterk brak; op grond van de gegevens van WESTHOFF (1947) mag men echter aannemen, dat gemiddelde vermoedelijk boven 9 g Cl per l ligt. Dit zijn karakteristieke

milieufactoren voor een terrein, dat zich bevindt in het uitmondingsgebied van zoet water in de getijdenzone van zout water. Klaarblijkelijk heeft *Scirpus americanus* hier nog niet zijn optimum (abundantie + — 1, sociabiliteit 2, terwijl deze verderop stijgen tot dominantie 3 en sociabiliteit 5).

Opname II bevat drie soorten van het *Puccinellietum maritimae*, nl. *Puccinellia maritima*, *Salicornia europaea* en *Suaeda maritima*, en eveneens

TABEL

Zonatie op het Groene Strand van Terschelling, opgenomen 15 Juli 1953

| No. opname   | I        | II      | III     | IV      | V     |
|--|----------|---------|---------|---------|-------|
| Oppervlakte in m <sup>2</sup> . . . . .  | 0,5 × 2  | 0,3 × 2 | 0,3 × 2 | 0,5 × 2 | 1 × 2 |
| bedekking kruidlaag in % . . . . .   | 30       | 30      | 70      | 100     | 100   |
| grondwaterstand in cm . . . . .  | + 5 à 10 | 0       | 0       | — 5     | — 10  |
| <i>Scirpus maritimus</i> L. f. <i>monostachyus</i><br>(G.F.W. Mey.) Junge . . . . .                  | 2.1-2    | +2      | +1      | +1      | +1    |
| <i>Scirpus americanus</i> Pers. . . . .  | + — 1.2  | 2.2     | 3.3     | 3.5     | 1.2   |
| <i>Salicornia europaea</i> L. ssp. <i>stricta</i><br>Dum. . . . .                                    | +1.0     | +1      | +1      |         |       |
| <i>Puccinellia maritima</i> Parl. . . . .  | +2       | 1.2     | +2      |         |       |
| <i>Scirpus rufus</i> (Huds.) Schrad.<br>(= <i>Blysmus rufus</i> (Huds.) Link)                        |          | +2      | 2.1     | 3.5     | 4.5   |
| <i>Glaux maritima</i> L. . . . .   |          | +1      | 2.1-2   | 2.1-2   | 3.2   |
| <i>Juncus gerardi</i> Loisl. . . . .   |          | +1      | 1.2     | 1.2     | 2.2   |
| <i>Triglochin maritima</i> L. . . . .  |          | +1      | +2      |         | +2    |
| <i>Aster tripolium</i> L. . . . .  |          | +1      | +1      | +1      | +1    |
| <i>Suaeda maritima</i> L., K. <sup>1)</sup> . . . . .  |          | +2      | +1      |         |       |
| <i>Spergularia marginata</i> L. . . . .  |          |         | +2      |         |       |
| <i>Plantago maritima</i> L. . . . .  |          |         | +2      |         |       |
| <i>Agrostis stolonifera</i> L. var. <i>compacta</i><br>Hartm. subvar. <i>salina</i> J. et W. . . . . |          | +2      | 2.5     | 3.5     |       |
| <i>Atriplex hastata</i> L., K. <sup>1)</sup> . . . . .   |          |         | +2      | +1      |       |
| <i>Euphrasia odontites</i> L. . . . .  |          |         |         | 1.2     | 2.2   |
| <i>Festuca rubra</i> L. fm. <i>litoralis</i> C. A.<br>Web. . . . .                                   |          |         |         |         | +2    |
| <i>Cochlearia anglica</i> L. . . . .   |          |         |         |         | +2    |

<sup>1)</sup> Kiemplanten.

N.B. De auteursnamen der in deze tabel genoemde soorten worden in het vervolg van deze mededeling weggelaten.

drie van het *Armerion maritimae*, nl. *Scirpus rufus*, *Glaux maritima* en *Juncus gerardi*. De overige halophyten (behalve *Scirpus maritimus* en *S. americanus*), nl. *Triglochin maritima* en *Aster tripolium*, zijn orde- en klassekensoorten der *Puccinellio-Salicornietalia*, d.w.z. dat deze ons geen nadere indicatie over de oecologische positie van deze opname in de getijdenzone geven. Wij kunnen evenwel de groeps waarde der *Puccinellietum*-soorten (GP) vergelijken met die van de *Armerion*-soorten (GA), d.w.z. behalve het aantal soorten ook hun abundantie en dominantie in rekening brengen. Voor deze methode zij verwezen naar TUXEN & ELLENBERG (1937); wij volgen evenwel niet hun berekeningswijze, doch die van SCHWICKERATH (1931), evenals

SISSINGH (1952) en WESTHOFF (1947) deden; voor de argumentatie hiervan zie de beide laatste auteurs. Dit komt er op neer, dat het abundantieteken + de waarde 0,25 wordt toegekend en de cijfers 1, 2, 3, 4, 5 de waarden 1, 2, 3, 4, 5. Wij krijgen dan als verhouding:  $GP : GA = 2 : 1$ , hetgeen betekent, dat deze vegetatie oecologisch duidelijk dichter staat bij het *Puccinellietum maritimae* dan bij het *Armerion*. Nu is het *Puccinellietum maritimae* de associatie van de lage kwelder, die nog dagelijks — zij het eventueel slechts zeer kort — door de vloed wordt bereikt en waar het Cl-gehalte van het bodemvocht periodiek rijst boven 9 g per l (WESTHOFF, 1947). Het *Armerion maritimae* daarentegen verenigt de associaties van de hoge kwelder, d.i. het milieu dat niet dagelijks door de vloed wordt bereikt, maar b.v. alleen nog bij spring- en stormvloed, en waar het Cl-gehalte van bodemvocht lager is dan 9 g per l, behalve op enkele dagen in het jaar (WESTHOFF, 1947). De hier besproken opname II bevindt zich dus op de grens van beide milieu's, doch dichter bij het eerste. In dit geval kan men hieruit geen nauwkeurige conclusie trekken over de frequentie en duur van de overspoeling met zeewater, omdat het door deze vegetatie gëndiceerde, voor een *Puccinellietum* relatief lage, chloorgehalte van het bodemvocht niet behoeft toegeschreven te worden aan een ligging buiten de dagelijkse getijdenzone, maar met meer waarschijnlijkheid is op te vatten als een gevolg van het afvloeien van zoet water uit de duinen. Dit wordt mede aannemelijk gemaakt door het nog aanwezig zijn van *Scirpus maritimus*, die hier op een permanent natte en brakke bodem wijst. Ook in deze plantengemeenschap bereikt *Scirpus americanus* ter plaatse nog niet zijn optimum, hoewel hij er met abundantie 2 en sociabiliteit 2 reeds beter ontwikkeld is dan in opname I.

Opname III bevat vier soorten van het *Puccinellietum maritimae*, nl. behalve de in II reeds voorkomende ook nog *Spergularia marginata*, en dezelfde drie soorten van het *Armerion* als nr. II. Op het eerste gezicht zou men dus kunnen menen, dat het *Puccinellietum*-karakter hier overweegt. Wanneer men de abundantie en dominantie der soorten in rekening brengt, blijkt dit echter geenszins het geval te zijn; de groepswaarden verhouden zich als volgt:  $GP : GA = 1 : 5$ , hetgeen betekent, dat deze vegetatie zonder twijfel gerekend moet worden tot het *Armerion*, dus tot de plantengemeenschappen van de hoge kwelder; in dit geval is het juist, te zeggen, dat zij een milieu indiceert met een chloorgehalte van niet meer dan 9 g per l in het bodemvocht, of met andere woorden, dat de relatieve invloed van het uitstromende zoete water t.o.v. de verzilting door de vloed hier veel groter is dan in de vorige opname.

Nog sterker is dit het geval in opname IV, waarin de soorten van het *Puccinellietum maritimae* geheel ontbreken en waarin als nieuwe soort verschijnt *Euphrasia odontites*, op Terschelling kenmerkend voor brak (niet zilt) milieu.

Wij zien nu duidelijk, dat *Scirpus americanus* zijn locale optimum heeft in deze *Armerion*-gemeenschap, waarin hij voorkomt met dominantie 3 en sociabiliteit 3 tot 5. Minder gemakkelijk is de vraag

te beantwoorden, met welke associatie wij hier te maken hebben. De tot dusverre van Terschelling bekende associaties van het *Armerio-Festucetum* en het *Junceto-Caricetum extensae*. Met eerstgenoemde, de plantengemeenschap van de hoge kwelder, hebben wij hier zeker niet te maken; zowel de kensoorten *Armeria maritima* en *Cochlearia anglica* als de constante dominant *Festuca rubra* ontbreken, en dat terwijl de beide laatste in de directe omgeving wél voorkomen (opname V, waarover straks). *Carex extensa*, de constante en dominante kensoort van het *Junceto-Caricetum extensae*, ontbreekt eveneens, hoewel zij elders op het Groene Strand wel groeit. Toch lijkt onze vegetatie, vooral wegens het massaal optreden van *Scirpus rufus*, nog het meest op het *Junceto-Caricetum extensae blysmetosum*, waarin *Scirpus rufus* differentiërende soort is en tot dusverre tevens als kensoort werd opgevat (WESTHOFF, 1947). Deze subassociatie is kenmerkend voor natte, brakke, op onregelmatige tijdstippen nog door de zee overstroomde, weinig slibhoudende achterduinse strandvlakten, zoals men die o.a. op de Terschellinger Boschplaat aantreft (WESTHOFF, 1947). In het Westen van de Boschplaat, met name in de beweide enclave de Groede, komt over grote oppervlakten een vegetatietype voor, dat hiermee overeenkomt, doch waarin *Carex extensa* ontbreekt, waarschijnlijk als gevolg van de beweiding. Het Groene Strand wordt eveneens beweid, waardoor de overeenkomst van de opnamen III en IV met bedoelde vegetatie van de Groede nog begrijpelijker wordt. Bovendien is ook op de Groede, en in die valleien van de Boschplaat, waar het *Junceto-Caricetum extensae blysmetosum* voorkomt, de vermenging van zeewater met zoet water (direct regenwater en uit de duinen afvloeiend zakwater) een „master factor” (WESTHOFF, 1947). Het optimum van *Scirpus americanus* in dit vegetatietype is echter slechts een lokaal verschijnsel, daar deze soort langs het IJsselmeer in zoet water groeit (zie beneden) en in Duitsland ook in het binnenland voorkomt, op blijkbaar niet-zilte gronden. Hierop komen wij nog terug.

Opname V tenslotte verschilt ogenschijnlijk slechts weinig van opname IV; behalve de hierboven reeds genoemde onderlinge verschuiving van *Scirpus americanus* en *S. rufus* zien wij het optreden van *Festuca rubra* en *Cochlearia anglica*. Toch moeten wij dit verschil niet onderschatten. De beide laatste soorten wijzen er op, dat wij deze vegetatie mogen beschouwen als een vorm van een andere associatie, het *Armerio-Festucetum*. Dit is nu niet zo maar een kwestie van vegetatiekundig-systematische willekeur, doch een interpretatie, die beantwoordt aan het belangrijke oecologische verschil, dat de standplaats van deze opname geen afgeplagd schor, maar een 5 cm hoger oeverwallekje vormt. *Festuca rubra* is een soort, die constante verzadigheid van de bodem met water slecht verdraagt (TANSLEY, 1939; WESTHOFF, 1947).

Voor een toetsing van de juistheid der hier beproefde oecologische interpretatie zou het van belang zijn, de groeiplaats op Borkum te bestuderen. Volgens MEYER & VAN DIEKEN (1947) heeft men hier nl. eveneens te maken met een standplaats, waar zoet water uit de duinen afvloeit in zee.

Samenvattend kan men dus zeggen, dat *Scirpus americanus* op Terschelling zijn oecologisch optimum heeft in een speciale gemeenschap van het *Armerion maritimae*, dus op een standplaats met een zoutgehalte van het bodemvocht, dat niet hoger is dan 9 g Cl per l, behalve gedurende enkele dagen 's jaars. Het bijzondere karakter van de standplaats van deze speciale gemeenschap schijnt gelegen te zijn: 1. in de nabijheid van een open wateroppervlakte (men lette er ook op, dat zowel CLAPHAM, TUTIN & WARBURG (1952) als MEYER & VAN DIEKEN (1947) en eveneens KERN & REICHGELT (1956) als standplaats opgeven: „aan oevers van plassen” e.d.; zie boven); 2. het uitvloeien van zoet duinwater in de getijdenzone van zeewater; 3. — wellicht van secundair belang — de vermindering van concurrentie van andere soorten tengevolge van afplagen.

Het is duidelijk, dat de vraag, of *Scirpus americanus* al dan niet als kenmerkend voor deze speciale gemeenschap kan gelden, slechts een formele vraag is, waarachter zich het eigenlijke plantengeografisch probleem verbergt. Dit laatste is nl. het verschijnsel, dat deze soort, die verder Z.O. waarts niet op zilte plaatsen groeit, aan de N.W.-grens van haar areaal wel aan brak water gebonden blijkt te zijn. Het is in dit verband van belang, na te gaan, hoe *Scirpus americanus* voorkomt aan de kust van het IJsselmeer, waar het water thans weliswaar zoet is, maar waar men thans nog allerlei halophyten aantreft, die overigens in het niet-zilte gebied geheel ontbreken, en die hier dus als relictten zijn op te vatten (*Armeria maritima*, *Aster tripolium*, *Plantago maritima*, *Triglochin maritima*, *Glaux maritima*, *Juncus gerardi*). Men moet dus de mogelijkheid onder ogen zien, dat ook *Scirpus americanus* hier slechts groeit als relict van het brakwatermilieu. Dr. D. Bakker te Kampen was zo vriendelijk, ons hieromtrent het volgende mede te delen (in brief van 2 maart 1956) en toe te staan, dit hier te vermelden:

„Langs de IJsselmeerkust zijn mij vier groeiplaatsen van *Scirpus americanus* Pers. bekend, resp. bij Nunspeet en Doornspijk en twee ter hoogte van het uitmondingsgebied van het Zwarte Water bij Barsbeek (Ambt Vollenhove). Het milieu van de groeiplaatsen bij Nunspeet en Doornspijk is voor de afsluiting van de Zuiderzee vermoedelijk brak geweest, hoewel ik het niet mogelijk acht dat in de bodem verplaatsing van zoet water plaats vond. De planten groeien hier nl. langs de vochtige IJsselmeeroever, die tevens de voet van de zandige „zeeduinen” vormt. Eén van de groeiplaatsen in het uitmondingsgebied van het Zwarte Water is hiermee vergelijkbaar, daar de planten hier aan de voet van de zomerkade (buitenzijde) voorkomen. Als gevolg van de ligging van deze groeiplaats aan de uitmonding van het zoete Zwarte Water is het zeker, dat het milieu hier ook eertijds nauwelijks brak is geweest.

Op deze drie groeiplaatsen komt *Scirpus americanus* doorgaans op zavelige tot zandige bodem voor. De abundantie is gering (+ — 1) evenals de sociabiliteit (1—2), terwijl de hoogte der planten niet meer dan 50—60 cm bedraagt. De drie groeiplaatsen liggen in weiland, dat zowel wordt beweide als gemaaid. De bedekking bedraagt 60—90 %; door het vee wordt de zode van het drassige oeverland nl. nogal eens

stuk getrapt. *Scirpus americanus* groeit hier in gezelschap van *Agrostis stolonifera*, *Festuca arundinacea*, *Poa trivialis*, *Carex disticha*, plaatselijk *Carex distans*, plaatselijk *Glyceria maxima*, plaatselijk *Triglochin maritima*, *Triglochin palustris*, plaatselijk *Scirpus maritimus*, *Eleocharis palustris* ssp. *palustris*, plaatselijk *Juncus inflexus*, *Taraxacum* div. spec. e.a.

Aan de uitmonding van het Zwarte Water komt echter tevens een begroeiing van ongeveer 25m<sup>2</sup> voor, die in ondiep water is gelegen, op zandige, grindrijke bodem. Afhankelijk van de windrichting en de windkracht wisselt de waterstand; in de regel staat op deze groeiplaats 10–30 cm water, doch bij storm uit het westen kan het water wel tot 60 à 70 cm oplopen. *Scirpus americanus* is hier vegetatievormend; de bedekking bedraagt 70 % en de abundantie en de sociabiliteit bedragen beide 4. De hoogte van de planten varieert van 50–110 cm en er vindt rijkelijk bloei en vorming van kiemkrachtige zaden plaats. Er treedt enige vermenging met *Scirpus maritimus* en *Phragmites* op. Het is overigens merkwaardig, dat enige meters verder een dichte begroeiing van *Scirpus maritimus* aanwezig is, bij overigens gelijke grondsoort en waterstand. Naar de landzijde en op de oever wordt de vegetatie van *S. americanus* zeer ijl, doch daar de planten hier op een afgerasterde veedrinkplaats groeien, is dit waarschijnlijk een gevolg van de sterke betreding, want ook andere soorten ontbreken nagenoeg.

De situatie op de hier beschreven groeiplaatsen is dus wel sterk verschillend van die op Terschelling. In zekere zin zelfs tegengesteld. Indien mij alleen de eerste drie groeiplaatsen bekend zouden zijn, zou ik inderdaad geneigd zijn om *S. americanus* als een soort te beschouwen, die langs de IJsselmeerkust stand houdt, maar die hier reeds over zijn oecologisch optimum heen is. Op de groeiplaats in het open water van het uitmondingsgebied van het Zwarte Water is de soort evenwel uitzonderlijk vitaal, zowel vegetatief (sterk uitstoelende rhizomen, lange stengels) als generatief. De afmetingen van de stengels overschrijden zelfs in aanzienlijke maten de lengten, die men in de meeste Europese flora's opgeeft.

Wanneer men bovendien in aanmerking neemt dat de soort in Midden-Europa ook in een zoet milieu gedijt, dan lijkt mij de vergelijking met andere halophyten, die aan de IJsselmeerkust stand houden, wel wat gewaagd”.

Uit deze gegevens blijkt, dat men niet kan zeggen, dat *Scirpus americanus* aan de zoete IJsselmeerkust niet optimaal gedijt, en dat het niet verantwoord is de soort hier met zekerheid als relict te beschouwen. De vraag rijst dan, waarom zij er zich niet verder verbreidt en waarom zij overigens in ons land in zoet water geheel ontbreekt. Het is mogelijk, dat dit hieraan is toe te schrijven, dat de ontkieming der zaden en (of) het kiemplantstadium andere eisen aan het milieu stelt dan de volwassen plant.

Men krijgt uit een en ander dus de indruk, dat *Scirpus americanus* in Midden-Europa alleen in zoet water voorkomt; dat zij aan de IJsselmeerkust optimaal in zoet water groeit aan de mond van het Zwarte Water en dat zij hier overigens als relict van een voormalig

brakwatermilieu is op te vatten; en dat zij op Terschelling en Borkum slechts groeit in brak water en wel in een speciaal, hierboven nader beschreven milieu. Wellicht mogen wij hierin verder een voorbeeld zien van het meer algemene verschijnsel, dat vele soorten aan de grens van hun areaal hogere eisen aan hun milieu gaan stellen, dus een kleinere oecologische amplitudo vertonen. Met deze omschrijving is het probleem natuurlijk niet opgelost. Een verklaring zal waarschijnlijk hierin gezocht moeten worden, dat zulke soorten aan de rand van hun areaal niet meer over hun gehele „normale” tolerantiegebied bestand zijn tegen de concurrentie van andere soorten. Dit kan slechts met behulp van kweekproeven nader worden onderzocht.

In Augustus 1955 bleek de toestand op het Groene Strand totaal veranderd. De Rijkswaterstaat had met het oog op de verdediging de ongeveer 80/100 meter lange natuurlijke wadoever, die plaatselijk aan erosie onderhevig was, bij de uitmonding van de afvoersloot voorzien van een stenen beschoeiing met duiker. De al jarenlang bestaande meer Oostelijk gelegen kunstmatige oeververdediging werd daardoor doorgetrokken tot aan de lage duinrichel, zoals aangegeven op figuur (2). De monding van de afvoersloot en vrijwel de gehele groeiplaats werd door het werk totaal vergraven en bedekt óf door lagen kleischelpen, puin en zetsteen óf door zand met een klinkerbestrating of kleidek met bezoding, alles ter dikte van ongeveer 1 m.

Aanvankelijk leek het, dat alle exemplaren van *Scirpus americanus* waren verloren gegaan; in ieder geval was dat het geval met de planten van de bovenomschreven groeiplaats. Na zorgvuldig zoeken werden evenwel achter het ten behoeve van de oeververdediging vergraven schor, in de hoger gelegen vegetatie, nog een aantal planten ontdekt. Deze waren evenwel slechts 10 tot 20 cm hoog, dus minder dan 1/3 van de hoogte van een vitale plant, en groeiden over een vrij grote oppervlakte verdeeld, ijl verspreid in de *Armerion*-vegetaties tussen beschoeiing en duinvoet. Het gebied is op de schets aangegeven. Voorzover de planten bloeiden hadden zij slechts 1 of 2 aartjes. De planten waren nog het krachtigste op de lage plekken in greppels en langs de randen van gaten waar klei was gestoken. Het zijn vermoedelijk alle uitlopers van de thans bedolven populatie.

De plantengroei van de laagste plekken, o.a. in de gaten waaruit klei is gegraven, bestond uit *Salicornia europaea*, *Suaeda maritima* en pollen *Spartina maritima* Fern. ssp. *glabra* St. Y. Er was dicht achter de beschoeiing een nog enige meters brede strook groen strand intact, waar een lage grasmatt van *Puccinellia maritima* het aspect bepaalde, begeleid door *Triglochin maritima*, *Suaeda maritima*, *Cochlearia anglica*, *Aster tripolium*, *Spergularia marginata*, *Obione portulacoides* Moq., *Limonium vulgare* Mill. en *Plantago maritima*. In deze vegetatie stonden sporadisch enkele exemplaren van *Scirpus maritimus* en *Scirpus americanus*.

Alleen langs de afvoersloot stond nog een enkele grotere pol *Scirpus maritimus*.

De *Puccinellia*-grasmatt ging geleidelijk over in een schorrevegetatie, waarin *Puccinellia maritima* minder voorkwam en waar, naast verscheidene van de reeds genoemde schorreplanten, *Glaux maritima*,

*Juncus gerardi* en *Agrostis stolonifera* het aspect bepaalden. *Juncus bufonius* L. trad daar ook reeds vrij veel op, evenals *Spergularia salina* J. et C. Presl. var. *media* Druce; ook kwamen er enkele planten van *Atriplex littoralis* L. en *Triglochin palustris* L. voor. Dichter bij de voet deden *Euphrasia odontites*, *Centaurium pulchellum* Druce, *Carex distans* L., *Trifolium fragiferum* L. en *Festuca rubra* hun intrede. Ook in deze vegetaties werden nog spruiten van *Scirpus americanus* aangetroffen.

Hoewel van de hier beschreven zonatie geen opnamen gemaakt werden, is het wel aannemelijk, dat men hier te maken heeft met een zonatie van het *Salicornieto-Spartinetum* via het *Puccinellietum maritimae* naar het *Armerieto-Festucetum*, dus de normale zonatie van de kwelders op Terschelling, waarin de specifieke invloed van het uit de duinen afstromende zoete water blijkbaar nauwelijks meer tot uiting komt; opvallend is vooral het ontbreken van *Scirpus rufus*.

De Dienst van de Rijkswaterstaat bleek bij navraag niet op de hoogte te zijn geweest van het bestaan van de groeiplaats en van de betekenis ervan voor de wetenschap. Gelukkig was men bereid het nog intact zijnde gedeelte van het Groene Strand verder te ontzien voor zover dit met de kustverdediging ter plaatse te verenigen was. Het grootste deel van de huidige groeiplaats zal daardoor kunnen worden behouden. Het blijft evenwel de vraag of de weinig vitale, ijl verspreide plantjes zich zullen kunnen handhaven, te meer, nu de blijkbaar meest kenmerkende milieufactor — het afvloeien van zoet water in de getijdenzone overal behalve in de onmiddellijke omgeving van de duiker — verloren is gegaan. Wellicht zou het voortbestaan van *Scirpus americanus* ter plaatse gebaat zijn met het afplaggen van een deel van de groeiplaats, daar de soort vroeger haar optimum bereikte op lager gelegen en afgeplagd terrein, hetgeen wellicht samenhangt met een gering concurrentie-vermogen. Kweekproeven zouden hieromtrent uitsluitsel kunnen geven.

## SUMMARY

*Scirpus americanus* Pers., a rare species in Western Europe, seems to have a local optimum on the edge of ponds in salt marshes, where fresh water is running out of the dunes. Its ecology was studied in 1953 in a station situated on the "Green Beach" of the West-Frisian island of Terschelling, Netherlands. In the table are given 5 sample plot analyses of a transect studied with the analytical method of Braun-Blanquet. They indicate that *Scirpus americanus* presents its local ecological optimum in an upper salt-marsh community of the *Armerion maritimae*, i.e. in a habitat with a salt content of the soil water not exceeding 9 g Cl per l except for some days per year. Specific important factors seem to be: (1) the neighbourhood of an open water surface; (2) a supply of fresh dune water as well as of tidal sea water; (3) the cutting of sods, which diminishes the competing power of other species. The station was almost entirely destroyed in 1955 by measures taken in order to protect the coast against the attacks of the sea. A small part of the population remains, but its habitat has lost part of the specific qualities mentioned above. Its survival, therefore, is doubtful.

## LITERATUUR

CLAPHAM, A. R., T. G. TUTIN & E. F. WARBURG. 1952. Flora of the British Isles. Cambridge.

- HEGI, G. z.j. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, 2. München.
- KERN, J. & TH. REICHGELT. 1956. *Flora Neerlandica* 1.4, Cyperaceae minus Carex. Amsterdam.
- MEYER, W. & J. VAN DIEKEN. 1947. *Pflanzenbestimmungsbuch für die Landschaften Osnabrück, Oldenburg, Ostfriesland und ihre Inseln*. Bremen.
- SCHWICKERATH, M. 1931. *Englers Botan. Jahrb.* 64: 1.
- SISSINGH, G. 1952. *Meded. Landbouwhogeschool* 52: 6. Wageningen.
- TANSLEY, A. G. 1939. *The British Islands and their Vegetation*. Cambridge.
- TÜXEN, R. & H. ELLENBERG. 1937. *Mitteil. d. flor. soz. Arb.-gemeinschaft in Niedersachsen* H. 3. Hannover.
- WESTHOFF, V. 1947. The vegetation of dunes and salt marshes on the dutch islands of Terschelling, Vlieland and Texel. Den Haag.

## INDEX

- Abscission of petioles, 157  
*Acer pseudoplatanus*, 247  
*Achillea ptarmica*, 193  
*Acnida tamariscina*, 324  
*Acrandra guianensis*, 279  
*Adansonia*, 135  
     *digitata*, 142  
     *gregorii*, 139  
 adaption, photosynthetic, 247  
*Aegopodium podagraria*, 152  
 aeration, influence of, 307  
*Agave*, 131, 141  
*Ageratum houstonianum*, 113  
     *mexicanum*, 113  
*Agropyrum caninum*, 152  
*Agrostemma*, 264  
*Agrostis stolonifera*, 351  
     var. *compacta* subvar. *salina*, 347  
*Aizoaceae*, 102  
*Ajuga reptans*, 151, 197  
*Akistrodesmus*, 62  
 alanine, 281  
*Algae*, 122  
*Allium albopilosum*, 113  
     *christophi*, 113  
*Alno-Ulmion*, 151  
*Alnus glutinosa*, 152  
*Aloë*, 131  
*Amaranthus tamariscinus*, 324  
*Amaryllidaceae*, 180  
*Amaryllis*, 180  
 amino acids, 280  
 aminobenzoic acid, 283  
 ammonium ion uptake, 1  
*Amphitecna*, 144  
 amylase, 200  
     determinations in pears, 203  
*Andromeda polifolia*, 198  
*Androsace*, 195  
*Anemone nemorosa*, 150, 195  
 aneurine, 283  
*Angelica silvestris*, 152  
     f. *nidus*, 108  
 anion respiration hypothesis, 4  
 antibiotics, 217  
*Antirrhinum*, 180  
*Apios americana*, 113  
     *tuberosa*, 113  
 arboretum, 187  
*Ardisia crispa*, 257  
*Areca catechu*, 140  
 arginine, 281  
*Armeria maritima*, 349  
*Armerieto Festucetum*, 349  
*Armerion maritimae*, 347  
*Arnica montana*, 195  
*Arrhenatherum elatius* var. *bulbosum* f.  
     *variegatum*, 334  
*Artemisia stelleriana*, 110  
 asparagine, 282  
 aspartic acid, 281  
*Aspidistra elatior*, 316  
*Aster tripolium*, 347  
*Atrichum*, 191  
     *undulatum*, 152  
*Atriplex hastata*, 347  
     *littoralis*, 353  
 auxin concentration rule, 335  
*Avena coleoptile*, 335  
*Azolla*, 127  
  
 bats, 135  
*Barringtonia asiatica*, 171  
     *speciosa*, 171  
*Barringtoniaceae*, 171  
*Bassia*, 137  
*Bauhinia megalandra*, 140  
 Beköstigungskörper, 136  
*Beta saccharifera*, 264  
*Betula pubescens*, 151  
*Bidens bigelovii*, 331  
     *connatus*, 329  
         var. *anomalus*, 328  
         var. *fallax*, 329  
     *subalternans*, 329  
         var. *unipinnatus*, 330  
*Bignoniaceae*, 138  
 bioluminescence, 217  
 biotin, 283  
 bleeding, 268  
*Blysmus rufus*, 347  
 botanic garden, 187  
*Botrychiopsida*, 127  
*Botrychium*, 127  
*Brachypodium silvaticum*, 152  
*Brassica tournefortii*, 325  
*Bromelia agavifolia*, 91  
     *alta*, 91  
     *Fosteriana*, 91  
     *Morreniana*, 91  
*Bromeliaceae*, 90  
*Bryophyta*, 122  
*Bupleurum semicompositum*, 108  
     *tenuissimum*, 108  
  
*Cabomba aquatica*, 342  
     *caroliniana*, 342  
         var. *caroliniana*, 343  
         var. *paucipartita*, 342  
*Cactaceae*, 140  
 calcium chloride, 271; 287  
*Callitriche*, 190

- Calluna*, 198  
*Calophylleae*, 172  
*Calophylloideae*, 173  
*Calyptanthus tonduzii*, 278  
*Calyptropsidium*, 277  
*Calysaccion*, 172  
*Caninae*, 325  
*Carex distans*, 351  
     *disticha*, 351  
     *elongata*, 152  
     *extensa*, 349  
     *remota*, 152  
*Caricion fuscae*, 99  
*Carnegiea*, 141  
 carrier hypothesis, 5  
 casaminoacids, 284  
 cauliflory, 143  
*Ceiba*, 135  
*Centaurium pulchellum*, 353  
     *spicatum*, 110  
*Chara*, 3  
*Chenopodium botryodes*, 323  
     *chenopodioides*, 323  
     *crassifolium*, 323  
     *rubrum*, 323  
 chiropterophily, 135  
*Chlorella*, 51, 319  
     *pyrenoidosa*, 63  
 chloride, transport of, 218, 271  
     uptake of, 218, 287  
 chlorophyll, chemistry of, 215  
     concentration, 315  
     content, 255  
     density, 318  
 chloroplast, 315, 319  
     , granulated, 315  
     , lamellated, 315  
*Chrysanthemum segetum*, 331  
     *viscido-hirtum*, 331  
*Choeronycteris mexicana*, 141  
*Chrysosplenium alternifolium*, 152  
     *oppositifolium*, 152  
*Cirsium dissectum*, 193  
*Cleome spinosa*, 113  
*Climacium dendroides*, 197  
*Clivia*, 180  
*Cochlearia anglica*, 349  
     *armoracia*, 262  
 coconut fibre, 215  
*Cocos nucifera*, 140  
*Coleus rhenaltianus*, 158  
 Comtesse de Paris pears, 201  
 Conférence pears, 201  
*Convallaria majalis*, 151  
*Cornus alba*, 113  
*Corydalis claviculata*, 150, 151  
*Corylus avellana*, 150, 151, 152  
*Crataegus monogyna*, 152  
     *oxyacantha*, 152  
*Crescentia*, 144  
     *cujete*, 143  
 cultuurplanten, verwilderde 113, 333  
*Cycadopsida*, 129  
*Cynopterus*, 137  
     *marginatus*, 135  
*Cyperaceae*, 193, 332  
  
*Dactylis glomerata*, 152  
 dehydrogenations, catalytic, 216  
*Deschampsia caespitosa*, 152  
*Desmidiaceae*, 193  
 diaferometer, 250  
*Dicranum scoparium*, 151  
 dieca, 269  
 Difco Bacto casaminoacids, 284  
*Digitalis*, 180  
 dinitrophenol, 287  
*Dolichandrone*, 139  
*Dombeya*, 137  
 Doyenné Boussoch pears, 201  
*Drosera rotundifolia*, 195  
*Dryopteris austriaca*, 152  
     *filix-mas* monstr. *polydactyla*, 322  
*Duabanga*, 135  
     *moluccana*, 138  
*Durio*, 144  
     *zibethinus*, 143  
 dwarf types, 257  
  
*Eidolon*, 142  
*Eleocharis palustris* ssp. *palustris*, 351  
*Elodea*, 132  
     *densa*, 316  
*Embryophyta*, 122  
*Empetrum nigrum*, 198  
 enzymes, starch-hydrolysing,  
*Eonycteris*, 142  
*Eperua falcata*, 140  
*Epilobium hirsutum*, 257  
*Epipactis helleborine*, 152  
     *palustris*, 194  
*Equisetum arvense*, 152  
*Erica*, 198  
     *ciliaris*, 109  
     *scoparia*, 108  
     *tetralix*, 109  
*Ericaceae*, 180, 197  
*Eriobotrya japonica*, 140  
*Eriophorum angustifolium*, 198  
 erythrodextrin, 203  
*Escherichia coli*, 64  
*Eucaninae*, 325  
*Eugenia*, 144, 277  
     *cauliflora*, 139, 143  
     *jaydenii*, 278  
     *guatamalensis*, 278  
     *hiraeifolia*, 279  
     *molinae*, 277  
     *nicaraguensis*, 278  
*Euglena*, 316  
*Eumusa*, 141

- Euochrocarpos*, 174  
*Euonymus europaeus*, 152  
*Euphrasia odontites*, 347  
*Eurhynchium*, 152  
 extinction meter, 253  
 exudation, 268  
     sap, 285  
  
*Fagus*, 255  
     *sylvatica*, 151  
*Festuca arundinacea*, 351  
     *gigantea*, 152  
     *rubra*, 349  
         *f. litoralis*, 347  
*Ficaria verna*, 152  
*Filicales*, 127  
*Filipendula ulmaria*, 152, 197  
*Fissidens taxifolius*, 152  
*Flammula carbonaria*, 197  
 flowerbats, 141  
 fluorescence microscopy, 315  
     polarisation, 315  
 food-bodies, 136  
*Frangula alnus*, 151  
*Fraxinus excelsior*, 152  
*Freyinetia*, 135  
     *arborea*, 138  
     *Banksii*, 138  
     *funicularis*, 136  
     *insignis*, 136  
     *marquisensis*, 138  
     *monticola*, 138  
     *strobilacea*, 135  
*Fritillaria meleagris*, 133, 197  
 fruticetum, 187  
*Fucus*, 319  
*Funaria hygrometrica*, 197  
*Fungi*, 122  
     biochemistry of, 215  
*Fusarium oxysporum f. callistephi*, 281  
     *f. lupini*, 280  
     *f. lycopersici*, 280  
  
*Galeopsis tetrahit*, 152  
*Galium aparine*, 152  
 galls, 80  
*Garcinia*, 175  
*Garcinieae*, 172  
 garden, botanic, 187  
*Gaultheria shallon*, 333  
*Gentiana asclepiadea*, 195  
     *cruciata*, 194  
     *pneumonanthe*, 191  
 geotropism, 335  
*Geranium robertianum*, 152  
*Geum urbanum*, 152  
 giant types, 257  
*Glaux maritima*, 347  
 glucose, 281  
 glutamic acid, 281  
  
*Glyceria fluitans*, 344  
     *maxima*, 351  
 glycine, 281  
 Gramineae, 193  
 granum, 319  
*Gravisia aquilega*, 93  
     *capitata*, 93  
     *Constantinii*, 93  
     *Lanjouwii*, 93  
 gravitation, influence of, 183  
 guttation, 268  
*Guttiferae*, 173  
*Gymnadenia conopsea*, 197  
*Gynaikothrips chavicae*, 83  
     *ssp. heptapleuri*, 83  
     *heptapleuri*, 84  
  
*Halicystis*, 3  
*Halophragma*, 135  
     *adenophyllum*, 138  
*Hedera helix*, 152,  
*Hedysarum coronarium*, 326  
     *spinosissimum*, 326  
*Helianthus annuus*, 2  
*Helianthus helianthoides var. scabra*, 113  
 Hemmstoffe, 264  
*Heracleum sphondylium*, 152  
*Hermidium monorchis*, 194  
*Heterophragma*, 139  
     *adenophyllum*, 139  
*Hibiscus rosa-sinensis*, 316  
*Hierochloë odorata*, 99  
*Hippeastrum*, 180  
*Hippuris*, 132  
*Holcus mollis*, 151  
*Hordeum*, 264  
*Humulus lupulus*, 152  
*Hydrodictyon*, 62  
 hydrogen ion release, 10  
 hydrogenations, catalytic, 216  
*Hygrophorus*, 197  
*Hymenophyllaceae*, 127  
*Hypericum humifusum*, 198  
*Hyphaene*, 133  
  
*Ilex aquifolium*, 150, 151  
*Illipe*, 137  
*Impatiens*, 181  
     *noli-tangere*, 152  
*Indigofera gerardiana*, 113  
 indole acetic acid, 335  
 indole aceto nitrile, 335  
 influx coefficient, 293  
 inhibitors, influence of, 309  
 ion uptake 287  
*Ipomoea albivenia*, 139  
*Isoëtes*, 128  
  
*Juncaceae*, 193  
*Junceto-Caricetum extensae*, 349  
     *blismetosum*, 349

- Juncus bufonius*, 353  
     *gerardi*, 347  
     *inflexus*, 351  
*Kigelia*, 141, 144  
 Keimung, 264  
 lactose, 303  
*Lamium galeobdolon*, 152  
*Lastrea filix-mas polydactylum*, 322  
 leaf petioles, abscission of, 157  
*Lemna minor*, 62  
*Leontodon autumnalis* f. *concolor*, 110  
*Leptonycteris nivalis*, 141  
 leucine, 281  
 light, influence of, 115, 218  
     , intensity, 247  
*Liliaceae*, 180  
*Lilium*, 180  
*Limonium vulgare*, 352  
*Linaria triphylla*, 109  
*Listera ovata*, 194  
*Lonicera periclymenum*, 151  
*Lophocolea bidentata*, 152  
*Lotus uliginosus* var. *uliginosus*  
     f. *bicolor*, 326  
     f. *pallidiflorus*, 327  
*Lupinus*, 337  
*Luzula pilosa*, 150, 151  
*Lychnis flos-cuculi*, 197  
*Lycopodium clavatum*, 194  
     *inundatum*, 191  
     *selago*, 194  
*Lycopsidea*, 126  
*Macroglossinae*, 143  
*Macroglossus*, 141  
     *minimus*, 135  
*Madhuca*, 137  
 magnesium sulphate, 292  
*Maianthemum bifolium*, 151  
 Malein Hydrazide, 267  
*Malva sylvestris* var. *parviflora*, 107  
     var. *parvifolia*, 107  
     var. *purpurascens*, 107  
     var. *zebrina*, 107  
*Mammea*, 171  
     *africana*, 173  
     *americana*, 171  
     *asiatica*, 171  
     *cerasifer*, 175  
     *glaucofolia*, 175  
 mannitol, 269, 292  
*Marchantia polymorpha*, 198  
*Markhamia*, 139  
     *stipulata*, 139  
*Marsilia*, 127  
*Marsiliopsida*, 127  
*Megaloglossus*, 142  
*Melandrium diurnum*, 151, 152  
*Melonycteris*, 142  
*Mesembryanthemum*, 102  
     *crystallinum*, 102  
 metabolism, 216  
 micropotometer, 270  
*Milium effusum*, 150, 151  
*Mitropsidium*, 277  
*Molinia coerulea*, 193  
*Monocotyledones*, 131  
*Montia fontana*, 190  
 morphology, of vascular plants, 122  
*Mougeotia*, 315  
*Mucuna*, 140, 144  
     *gigantea*, 143  
     *monosperma*, 140  
     *pruriens*, 143  
     *reticulata*, 140  
*Musa*, 141  
     *fehi*, 142  
*Myrica*, 198  
*Myrtaceae*, 277  
*Myrtus*, 279  
 naphthyl acetic acid, 335  
*Narcissus*, 180  
     *Pseudonarcissus*, 183  
     var. *Golden Harvest*, 181  
*Narthecium ossifragum*, 194  
*Nasturtium*, 103  
     *fontanum*, 103  
     var. *brevisiliqua*, 103  
     var. *longisiliqua*, 103  
     *microphyllum*, 103  
     *officinale*, 103  
     *uniseriatum*, 103  
 nature-conservancy, 187  
*Nesonycteris*, 142  
*Nicotiana*, 2  
     *tabacum*, 260  
 nicotinic acid amide, 283  
*Nitella*, 3, 319  
*Nitzschia dissipata*, 318  
*Notopteris*, 142  
*Nymphaeaceae*, 180  
*Obione portulacoides*, 352  
*Ochrocarpos*, 171  
     *bongo*, 175  
     *decaryanus*, 175  
     *eugenioides*, 174  
     *perrieri*, 176  
     *punctatus*, 174  
     *sessiliflorus*, 175  
     *siamensis*, 173  
*Ochroma lagopus*, 143  
*Oenothera*, 180  
 oils, vegetable, 215  
*Ophioglossum vulgatum*, 194  
*Orchidaceae*, 188  
*Orchis incarnata*, 194  
     *maculata*, 194  
     *majalis*, 194

- Orchis mascula*, 194  
     *militaris*, 194  
     *morio*, 194  
     *palustris*, 197  
 ornamental plants, escaped, 114, 333  
 ornithine, 281  
*Ornithogalum nutans*, 333  
     *prasandrum*, 333  
 osmotica, 301  
*Osmunda regalis*, 195  
*Oxalis acetosella*, 150, 151  
 oxidations, biological, 216  
*Oxycoccus quadripetalus*, 198  
 oxygen deficiency, 290  
  
*Pachira insignis*, 137  
 p-aminobenzoic acid, 283  
*Pandanaceae*, 135  
*Paragarcinia*, 176  
*Parkia*, 141  
*Parmentiera*, 144  
*Parnassia palustris*, 194  
*Pedicularis palustris*, 197  
     *sylvatica*, 198  
 pears, 200  
     , Comtesse de Paris, 201  
     , Conférence, 201  
     , cold-storage of, 200  
     , development of, 200  
     , Doyenné Boussoch, 201  
*Pellia epiphylla*, 198  
 peroxidase, 257  
 petioles, abscission of, 157  
*Peucedanum palustre* f. *involutum*, 108  
*Phalaris arundinacea*, 152  
*Phanerogamae*, 129  
*Phaseolus*, 257  
     *multiflorus*, 270  
     *vulgaris*, 115  
 phenylalanine, 281  
*Phormidium*, 319  
 phosphate uptake, 295  
 phosphorus, labelled, 115  
 photosynthesis, 216, 247  
*Phragmites*, 351  
*Picea abies*, 151  
*Pinguicula vulgaris*, 194  
*Pinus montana*, 198  
*Piper*, 83  
     *aduncum*, 140  
*Pisum*, 257, 264, 293  
*Pitcairnia Geyskesii*, 90  
     *nuda*, 90  
*Plantago maritima*, 347  
 plastid, 315  
     volume, 317  
*Platanthera bifolia*, 194  
*Poa trivialis*, 351  
*Pogonatum*, 191  
 pollen, culture of, 179  
 pollen tubes, growth of, 179  
  
 pollination by bats, 135  
*Polygonatum multiflorum*, 152  
*Polygonum bistorta*, 152  
     *convolvulus*, 322  
     var. *subalatum*, 322  
     *viviparum*, 195  
*Polytrichum*, 191  
     *attenuatum*, 151  
     *commune*, 195, 198  
*Populus*, 152, 255  
 potassium chloride, 274  
     cyanide, 291  
     nitrate, 270, 283  
 potential differences, 179  
     in the style, 183  
     influence on pollen-tube growth,  
         184  
*Potentilla sterilis*, 193  
*Poteriochromonas*, 316  
*Primula*, 180  
     *elatior*, 152  
     *farinosa*, 195  
     *luteola*, 195  
*Prunus avium*, 152  
     *spinosa* f. *coaetanea*, 107  
         var. *coaetanea*, 107  
*Psidium friedrichsthalianum*, 277  
     *molinae*, 277  
     *rensonianum*, 278  
     *sartorianum*, 277  
     *solisii*, 278  
     *yucatanense*, 278  
*Psilophytales*, 125  
*Psilophytopsida*, 125  
*Pteridium aquilinum*, 151  
*Pteropinae*, 142  
*Pteropsida*, 128  
*Pteropus*, 135  
     *minimus*, 135  
*Puccinellia maritima*, 347  
*Puccinellietum maritimae*, 346  
*Puccinellio-Salicornietalia*, 347  
*Pycnonotus aurigaster*, 136  
 pyridoxine, 283  
*Pyrola minor*, 194  
     *rotundifolia*, 194  
*Pyrolaceae*, 188  
  
*Querceto-Betuletum*, 150  
*Querceto Carpinetum filipenduletosum*, 151  
*Querceto-Fagetea*, 150, 151  
*Querceto roboris-Betuletum*, 150  
*Querceto sessiliflorae-Betuletum*, 150  
*Quercetum sessiliflorae*, 150  
*Quercus robur*, 151, 152  
  
*Ranunculus acer*, 344  
     *auricomus*, 196  
     *ficaria*, 103, 196  
     *repens*, 344  
*Rhinanthus glaber*, 197

- Rhizobium*, 64  
*Rhododendron*, 198  
     *hirsutum*, 195  
*Rhodospirillum rubrum*, 317  
 rhythm, endogenous, 255  
*Ribes silvestre*, 152  
     *uva-crispa*, 152  
 riboflavin, 283  
 ripening (of pears), 207  
 root pressure, 268  
 respiration, effects of salts on, 33  
*Rosa afzeliana*, 325  
     *canina*, 152, 325  
     *coriifolia*, 325  
     *dumetorum*, 325  
 rubidium, 305  
     chloride, 306  
*Rubus fruticosus*, 151, 152  
     *idaeus*, 152  
*Rumex obtusifolius*, 152  
  
*Saccharomyces cerevisiae*, 12  
*Sagittaria latifolia*, 112  
     *sagittifolia*, 112  
*Salicornia europaea*, 347  
     ssp. *stricta*, 347  
*Salicornieto-Spartinetum*, 346  
*Salix repens* ssp. *arenaria*, 96  
 salt marsh communities, 353  
 salt uptake, hypotheses on, 3  
*Salvia glutinosa*, 333  
*Salvinia*, 127  
*Salvinioopsida*, 127  
*Sansuviera*, 131  
*Sapotaceae*, 144  
*Saxifraga*, 195  
*Scenedesmus quadricauda*, 71  
*Schefflera*, 80  
     *divaricata*, 81  
     *elliptica*, 80  
     *lucescens*, 82  
         var. *grandifolia*, 82  
         var. *rigida*, 87  
     *polybotrya*, 83  
     *scandens*, 81  
*Schizaeaceae*, 127  
*Schkuhria advena*, 110  
     *pinnata*, 110  
         var. *abrotanoides*, 110  
         var. *pinnata*, 110  
*Schoenoplectus americanus*, 344  
*Scirpetum maritima*, 346  
*Scirpus americanus*, 344  
     *cernuus*, 332  
     *maritimus*, 346  
         f. *monostachyus*, 347  
     *rufus*, 346  
     *savii*, 333  
     *setaceus*, 332  
*Sciurus notatus*, 138  
*Sclerotinia tuberosa*, 197  
  
*Selaginella*, 128  
     *imbricata*, 128  
     *lepidophylla*, 128  
*Sempervivum*, 195  
*Serratia marcescens*, 64  
 sierplanten, verwilderde, 113, 333  
*Silene sericea*, 107  
 sodium chloride, 292  
 sodiumdiethyldithiocarbamate, 269  
*Sonneratia acida*, 138  
     *caseolaris*, 143  
*Sonneratiaceae*, 138  
*Sorbus aucuparia*, 151  
*Spartina maritima* ssp. *glabra*, 352  
*Spathodea*, 141  
     *adenophyllum*, 139  
*Spergularia marginata*, 347  
     *salina* var. *media*, 353  
*Sphagnum*, 191, 197  
*Sphenopsida*, 126  
*Spinacia oleracea*, 316  
*Spirogyra*, 316  
*Stachys silvatica*, 152  
*Staphylococcus*, 7  
 starch-hydrolysing enzymes, 200  
*Stellaria alsine*, 152  
     *holostea*, 150, 151, 152  
     *montana*, 148  
     *montanum*, 155  
     *nemorum*, 145, 151  
         ssp. *circaeoides*, 148  
         ssp. *glochidisperma*, 145  
         ssp. *glochidosperma*, 145  
             var. *laevipes*, 145  
         ssp. *glochinosperma*, 154  
         ssp. *nemorum*, 146  
*Suaeda maritima*, 347  
 sucrose, 281  
     influence of, 218, 288  
 suction, 292  
 sugar, influence of, 183, 218  
 sugars, biochemical determination of, 215  
 Suriname, 90  
 sycamore, 247  
*Syconycteris*, 142  
     *australis*, 143  
*Synechococcus*, 317  
     *cedrorum*, 318  
  
*Taraxacum*, 94, 351  
     *adamii*, 99, 100  
     *agaurum*, 94  
         f. *colorata*, 95  
         f. *tubulosa*, 95  
     *balticiforme*, 99  
     *copidophyllum*, 99  
     *dunense*, 95  
     *friscum*, 96  
     *hibernicum*, 101  
     *hygrophilum*, 100, 101

- Taraxacum johannis-jansenii*, 99, 100  
*laetum*, 94  
*limnanthes*, 99  
*nordstedtii*, 100  
*obliquum*, 95  
*praestans*, 101  
*soesteanum*, 94  
*tenuilobum*, 95  
*Tetragonia*, 102  
*tetragonoides*, 102  
 Thrips galls, 80  
*Tilia*, 255  
*Tofieldia calyculata*, 195  
*Tolypellopsis*, 7  
*Tortuleto-Phleetum arenarii*, 95  
*Torulopsis*, 64  
*utilis*, 64  
 trace elements, 283  
 transpiration, 268, 288  
*Tribulus*, 327  
*terrestris*, 327  
*Trifolium dubium* f. *pseudopennatum*, 327  
*filiforme* ssp. *dubium* f. *pseudopennatum*, 327  
*fragiferum*, 353  
*repens*, 344  
*Triglochin maritima*, 350  
*palustris*, 193, 344  
*Triticum*, 264  
*Tropaeolum majus*, 259  
*Tulipa*, 133, 316  
*Typha angustifolia*, 193  
*latifolia*, 193  
*Ugni*, 279  
*Ulmus*, 88  
 ultra-violet radiation, 215  
*Urtica*, 2  
*dioica*, 152  
*Uvularia grandiflora*, 333  
*Vaccinium*, 198  
*Valeriana officinalis*, 152  
 valine, 281  
*Vallisneria*, 7, 218, 309  
*Valonia*, 3  
*Veronica anagallis-aquatica*, 328  
     ssp. *aquatica*, 328  
     ssp. *eu-anagallis*, 328  
*catenata*, 328  
*lackschewitzii*, 328  
*Vicia faba*, 287  
*sepium*, 152  
*Vinca*, 185  
*rosea*, 181  
*Viola conioophila*, 96  
*palustris*, 99  
*Violeto-Corynephorum dunense*, 95  
 vitamins, 283  
 Wachstum, 264  
 water conductivity, 289  
     culture apparatus, 14  
     uptake, 268, 287  
 wilting disease, 280  
*Zea mays*, 1, 261  
*Zygophyllaceae*, 327  
*Zygophyllum*, 327  
*fabago*, 327

